生物多样性研究丛书

保护生物学

Conservation Biology

蒋志刚　马克平　韩兴国　主编



58.181
718

生物多样性研究丛书

保护生物学

Conservation Biology

蒋志刚　马克平　韩兴国　主编

中国科学院
生物多样性委员会
赠阅

中国科学院
图书馆藏
植物研究所

浙江科学技术出版社

中科院植物所图书馆
S0014815

26909

内容提要

本书以生物多样性及其保护为主线，介绍了生物的基因、物种和生态系统等不同层次的多样性，探讨了保护生物学的起源及其与生物多样性危机的关系、物种形成和灭绝的机理、生物多样性的演化历程、物种濒危等级和保护原理、国家公园和自然保护区设计与管理，以及物种迁地保护方法和措施，还介绍了生物安全与自然环境保护法律与公约，并选辑了一些保护生物学热点研究实例。本书适合从事自然环境保护和保护生物学研究的大学生、研究生和有关人员阅读。

《生物多样性研究丛书》
编辑委员会

主　　任　许智宏

委　　员　（以姓氏拼音为序）

陈灵芝　陈清潮　陈宜瑜　高　琼　洪德元　胡志昂　黄大卫
纪力强　季维智　李典谟　李新正　马克平　钱迎倩　孙鸿烈
佟凤勤　汪　松　王　晨　王献溥　王祖望　谢　平　许再富
许智宏　张树政　张新时　张亚平　赵士洞　周培瑾　庄文颖

执行委员　钱迎倩　马克平

主持单位　中国科学院生物多样性委员会

本书编写人员

主　　编　蒋志刚　马克平　韩兴国

编写人员　（以姓氏拼音为序）

William V. Bleisch　Richard Corlett　Richard B. Harris
范志勇　葛　颂　韩联宪　贺金生　黄大卫　季维智　蒋志刚
兰道英　李迪强　李典谟　李欣海　李义明　刘宏茂　马克平
马世来　马信祥　彭镜毅　钱迎倩　宋延龄　宿　兵　陶国达
陶　毅　王印政　王祖望　吴春花　许再富　殷寿华　袁德成
张先锋　张亚平

本丛书列入国家“九五”重点图书出版规划

总序

各种各样的生物资源是地球上人类赖以生存的基础。然而，由于人类活动的加剧，引起了全球环境的迅速恶化。最大限度地保护生物多样性已成为国际社会关注的热点。在1992年6月举行的联合国环境与发展大会上，包括中国在内的153个国家在《生物多样性公约》上签了字，从而使保护生物多样性成为世界范围内的联合行动。中国作为世界上生物多样性特别丰富的国家之一，不仅积极开展了生物多样性的保护活动，而且还最早制订了国家级生物多样性保护行动计划。

作为中国自然科学研究中心的中国科学院一直积极致力于生物多样性的研究工作。在国家科委、国家基金委等单位的支持下，经过四十多年的考察与研究，在许多课题和研究项目上取得了可喜的成绩，还先后组织编写了《中国植物志》、《中国动物志》、《中国孢子植物志》、《中国植被》、《中国高等植物图鉴》、《中国植物红皮书》（第一卷）等书，并增建和扩建了有关的研究设施如标本馆、植物园、定位研究站等，为中国生物多样性保护与持续利用提供了大量的资料和措施。为了加强生物多样性研究工作，在原生物多样性工作组的基础上，于1992年3月成立了中国科学院生物多样性委员会，统一协调生物多样性研究工作，并与国内外有关机构开展了各种形式的合作。

目前，中国科学院已有相当一批专家正在开展生物多样性方面的研究，从基因、物种、生态系统和景观四个水平上研究生物多样性的现状、受威胁或濒危的原因以

及保护与恢复的对策，并积极建设全国性的生物多样性信息系统，以期为中国的生物多样性保护与持续利用提供理论依据。

为了推动生物多样性研究工作，及时反映这方面的研究成果，促进跨世纪人才的培养，在继续编译《生物多样性译丛》的基础上，我们组织撰写了《生物多样性研究丛书》。这套丛书将集中介绍中国科学院生物多样性研究的最新成果和有关的基本原理与研究方法。由于生物多样性研究是综合性和实践性很强的新兴领域，编写这样的丛书也是我们的初步尝试，希望得到有关专家的积极支持，共同培育这棵刚刚破土而出的新苗。

许智宏

1996 年 9 月

序

人类文明即将进入一个新纪元。回顾过去的200年，人类展开科技的双翅飞上天空，潜入大海，足迹几乎遍布地球的每一个角落。但在阵阵凯歌声中，人们发现了不和谐的杂音，这就是人类生存环境恶化的警报。这警报声逐年增大，引起了人们的警觉。面临着生态系统退化、人口急剧膨胀、物种大量灭绝等一系列严峻的问题，面对着我们只有一个地球的现实，人们不禁对过去利用和征服自然的方式提出了疑问，我们应当如何利用自然才能保证千秋万代的生存环境和发展潜力？人类社会的发展像一柄利剑，既可能损伤自然又可能危及人类自身的生存。然而，人类的存在与发展又是历史的必然。

人们在困惑中思索，1985年，一群学者和自然保护工作者在美国圣地亚哥发起、成立了保护生物学会，而后又创办了《保护生物学》杂志。这些人勇敢地开展了保护珍稀物种和生物多样性的理论与实践研究，这标志着保护生物学的开始。

一个新学科的发展是需要时间的。保护生物学的形成和成熟是在1992年联合国环境与发展大会以后，此时，各国政府开始将生物多样性研究和保护纳入议事日程。人们在更高的层次上，以更宽阔的视野开展了有效的保护生物学研究。从研究旗舰种的迁地保护开始，注重栖息地保护、生态系统保护以及生物多样性丰富的"热点地区"的研究和保护实践。这其中不仅涉及到生物学理论，并且综合了古地理、古生态、人文科学、法学方面的理论和实践。

自80年代后期，我开始与中科院的汪松、陈灵芝等几位专家一起关注和推动中国的生物多样性保护研究工作。经过各个方面的努力，特别是在国家自然科学基金委员会有关同志的支持下，由我主持了自然科学基金重大项目“中国主要濒危植物保护生物学研究”(执行期为1993～1997年)。在研究工作中，我们感到迫切需要编写一本适合于中国情况的保护生物学专著。经过中国科学院生物多样性委员会组织一批以年轻人为主体的生物学和生态学工作者的积极努力，编写出了具有鲜明中国特色的中国第一本《保护生物学》专著。这是一本集学科系统性与区域特色于一身的好书，给我留下了深刻的印象。通过本书，读者可以了解保护生物学的基本框架、发展简史、基本概念、基本原理和若干选于中国的研究和保护实例。毫无疑问，本书的出版对于保护生物学的研究和普及，对于中国保护生物学的发展以及中国生物多样性的保护和持续利用都会起到较大的推动作用。作为本领域从事多年研究工作的老同志，我愿意为大家推荐这本书，并对蒋志刚、马克平等诸位年轻同仁为本书的及时出版所付出的艰辛劳动表示衷心的感谢。

中国科学院院士　洪德元
1997年8月30日

前　言

保护生物学是一门具有地域特点的学科。在全球宏观环境的大背景下,保护生物学与区域性的社会、经济、自然状况密切相关。首先,社会结构对于一个国家的自然保护有着深刻的影响,离开社会形态去探讨自然保护显然是不可能的;其次,一个地区的经济发展水平在某种程度上决定着文化教育水平和环境保护意识,以及实施自然保护的能力。中国是生物多样性极其丰富的国家,从巍峨的喜马拉雅山、高耸的青藏高原到沟壑纵横的黄土高原、广袤无垠的戈壁沙滩,以及众多的人口、古老的文明,这一切决定了我国保护生物学研究对象的基本特征。半个世纪以来,特别是最近15年来,我们在自然保护特别是野生动物保护方面做了大量的工作,因此有必要总结其中的经验教训,以逐步形成有中国特色的保护生物学理论体系。

以生物多样性及其保护为主线,本书分为概论、生物多样性层次(第2章至第4章)、生物多样性演化(第5章至第8章)、生物多样性保护(第9章至第14章)以及中国生物多样性保护实例(第15章至第21章)五大部分内容。分别探讨了保护生物学与生物多样性、生物多样性危机的关系,以及保护生物学的起源、特征和发展;介绍了生物多样性的三个层次,即遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性;阐述了物种形成和物种灭绝的机理、生物多样性的演化历程和影响其演化的内外因素;第9章至第14章包括了物种濒危等级划分、物种保护原理、国家公园和自然保护区的设计与管理,以及物

种迁地保护方法和措施，并介绍了生物安全以及与自然环境保护有关的法律与公约；最后几章介绍了一些保护生物学研究热点和濒危动物保护实例。

本书由蒋志刚、马克平写第 1 章和第 4 章，蒋志刚写第 5 章和第 12 章，葛颂写第 2 章，贺金生、马克平写第 3 章，黄大卫写第 6 章，陶毅、王祖望写第 7 章，王印政写第 8 章，袁德成写第 9 章，李义明、李欣海、李典谟写第 10 章，李迪强、蒋志刚、王祖望写第 11 章，钱迎倩写第 13 章，范志勇、宋延龄写第 14 章和第 17 章，吴春花、宿兵、张亚平写第 15 章，张先锋写第 16 章，刘宏茂、许再富、马信祥、陶国达和殷寿华写第 18 章，马世来、韩联宪、兰道英、季维智、Richard B. Harris 和 William V. Bleisch 写第 19 章，Richard Corlett 写了第 20 章（李迪强译，蒋志刚校），蒋志刚和彭镜毅共同完成了第 21 章。各章作者完成初稿后，由中国科学院生物多样性委员会邀请了陈灵芝、洪德元、李典谟、钱迎倩和王祖望 5 位先生对书稿作了审定。刘岩参加了本书的最后清稿工作。在中国科学院生物多样性委员会和浙江科学技术出版社的鼎力资助下，在中国科学院有关领导和同事们的支持下，经过一年的努力，国内第一本《保护生物学》专著终于与读者见面了。

保护生物学在当前还是一门全新的学科，其理论和方法有待完善、提高。我们期待与同行交流，以便共同提高。我们正处在世纪之交，既面临着经济发展的机遇，又肩负着环境保护的重任。我们这一代人肩负的重担，到下一世纪将转移到正在成长的青年一代肩上，他们将成为中国自然保护的中坚。我们有必要将知识传给他们。怀着对祖国的一片赤子之心，我们在繁忙的工作之余，编著了这一本《保护生物学》，献给绿色、和平的未来。

蒋志刚

1997 年 8 月 2 日

目 录

Summary …………………………………………………… 1～8
第 1 章 概论 …………………………………………………… 1
1.1 保护生物学与生物多样性 …………………………… 1
1.2 生物多样性的价值 …………………………………… 3
1.3 人类与自然关系的演化 ……………………………… 4
1.4 生物多样性的危机及其根源 ………………………… 5
1.5 保护生物学的诞生 …………………………………… 7
1.6 保护生物学的结构与特征 …………………………… 8
1.7 保护生物学的未来研究 ……………………………… 9
第 2 章 遗传多样性 ………………………………………… 11
2.1 基本概念 ……………………………………………… 11
2.2 遗传多样性的起源 …………………………………… 12
2.3 遗传多样性的表现层次和检测方法 ………………… 14
2.4 研究遗传多样性的意义 ……………………………… 17
第 3 章 物种多样性 ………………………………………… 20
3.1 物种多样性的概念 …………………………………… 20
3.2 全球物种多样性概况 ………………………………… 20
3.3 物种多样性的时空格局及形成机制 ………………… 24
3.4 我国的物种多样性 …………………………………… 31
第 4 章 生态系统多样性 …………………………………… 34
4.1 生态系统多样性的概念 ……………………………… 34
4.2 生态系统的类型及其分布 …………………………… 35
4.3 生态系统多样性的测度 ……………………………… 40
4.4 生态系统多样性的动态及其监测 …………………… 45
4.5 生境破碎对生态系统多样性的影响 ………………… 46
4.6 生物多样性与生态系统功能 ………………………… 47
第 5 章 影响生物多样性演化的宏观因素 ………………… 51

5.1 地质年代与生物进化 …… 51
5.2 大陆漂移与生物多样性 …… 53
5.3 物种大灭绝的周期性 …… 56
5.4 第四纪冰川及其对生物多样性的影响 …… 60
5.5 青藏高原隆升对高原生物多样性的影响 …… 65
第6章 物种与物种形成 …… 70
6.1 物种 …… 70
6.2 物种形成 …… 76
第7章 异质种群动态 …… 81
7.1 基本术语 …… 81
7.2 单种异质种群动态的基本模型 …… 83
7.3 单种异质种群的调节 …… 86
7.4 关联函数 …… 88
7.5 局部种群动态与异质种群动态之间的相互关系 …… 90
7.6 生境斑块异质性与异质种群动态 …… 93
7.7 影响异质种群动态的随机因素 …… 94
第8章 物种灭绝机制 …… 98
8.1 外部机制 …… 98
8.2 内在机制 …… 103
第9章 物种编目、濒危等级和保护优先序 …… 105
9.1 物种编目和监测 …… 105
9.2 物种濒危等级 …… 108
9.3 物种保护的优先原则 …… 115
第10章 种群生存力分析 …… 120
10.1 概述 …… 120
10.2 小种群的生存力分析 …… 122
10.3 下降种群的生存力分析 …… 126
10.4 异质种群的生存力分析 …… 128
10.5 种群生存力分析的保护生物学意义 …… 129
10.6 展望 …… 130
第11章 自然保护区与国家公园 …… 132
11.1 自然保护区的设计原则 …… 132
11.2 自然保护区网与生境走廊 …… 139
11.3 保护区与生态旅游 …… 142
11.4 自然保护区的管理与评价 …… 144
第12章 物种的迁地保护 …… 148

12.1 迁地保护的意义和原则 …… 148
12.2 迁地保护与小种群问题 …… 151
12.3 迁地保护环境中的行为发育机制 …… 154
12.4 迁地种群的管理 …… 157
12.5 动物园、水族馆和植物园 …… 160
12.6 种子库和基因资源库 …… 162
12.7 保护繁育专家组及其全球性迁地保护计划 …… 164

第 13 章 生物安全 …… 168
13.1 基因工程的诱人前景 …… 168
13.2 GMO 潜在的风险 …… 170
13.3 生物技术与生物多样性 …… 172
13.4 生物安全的措施 …… 173

第 14 章 国际环境保护条约和中国环境保护立法 …… 176
14.1 国际环境法概论 …… 176
14.2 国际野生生物法 …… 179
14.3 中国环境法概论 …… 185
14.4 中国有关野生生物及其环境保护的法律 …… 188

第 15 章 濒危动物的非损伤性 DNA 检测 …… 194
15.1 非损伤性 DNA 检测方法简介 …… 194
15.2 若干濒危动物的非损伤性 DNA 检测 …… 194

第 16 章 白鳍豚的保护 …… 198
16.1 种群现状 …… 198
16.2 白鳍豚的保护对策 …… 200
16.3 白鳍豚种群生存能力分析 …… 202
16.4 亟待研究的问题 …… 204

第 17 章 中国保护大熊猫及其栖息地工程 …… 206
17.1 大熊猫分布的变迁和现状 …… 206
17.2 中国大熊猫栖息地工程概要 …… 208
17.3 《保护工程》的效益分析 …… 211

第 18 章 西双版纳热带植物的迁地保护 …… 214
18.1 保护对象与优先序列 …… 214
18.2 热带植物迁地保护的方法 …… 216
18.3 西双版纳热带植物迁地保护的效果 …… 218

第 19 章 多民族地区生物多样性保护与持续利用 …… 219
19.1 区域背景和目标内容 …… 219
19.2 考察研究方法 …… 220

19.3 自然保护区与生物多样性概貌 …… 221
19.4 生物资源面临的问题及持续利用对策 …… 224
第20章 香港的生物多样性及其保护 …… 225
20.1 自然地理环境与生物多样性 …… 225
20.2 生物多样性的受威胁状况 …… 226
20.3 自然保护 …… 227
第21章 台湾的生物多样性及其保护 …… 229
21.1 台湾的自然地理 …… 229
21.2 台湾的生物多样性及其保护 …… 230

参考文献 …… 235
本书作者通讯地址 …… 264

CONTENTS

Summary .... 1~8
Chapter 1 General introduction 1
Chapter 2 Genetic diversity 11
Chapter 3 Species diversity 20
Chapter 4 Ecosystem diversity 34
Chapter 5 External factors for the biodiversity evolution 51
Chapter 6 Species and Speciation 70
Chapter 7 Metapopulation 81
Chapter 8 Extinction mechanisms 98
Chapter 9 Inventory, endanger category and conservation priority 105
Chapter 10 Population viability analysis 120
Chapter 11 National parks and natural reserves 132
Chapter 12 Ex situ conservation of species 148
Chapter 13 Bio-safety 168
Chapter 14 Green contract: international environmental treaties and Chinese environmental laws 176
Chapter 15 Non-invasive DNA determination in several endangered species 194
Chapter 16 Conservation of Baiji, the Yangtze dolphins 198
Chapter 17 Habitat corridors for the giant pandas 206

Chapter 18 *Ex situ* conservation of the tropical plants in Xixuanbanna 214
Chapter 19 Conservation and sustainable use of biodiversity in the multi-nationality inhabited area 219
Chapter 20 Biodiversity and its conservation in Hong Kong 225
Chapter 21 Biodiversity and its conservation in Taiwan 229

References 235
Addresses of the Authors 264

Summary

Biological diversity or biodiversity is the complexity of living organisms, as well as all relevant ecological processes. Biodiversity is the fundamental feature of all life systems. The diversity exists at a variety of biological levels such as genes, cells, tissues, organs, populations, species, communities, ecosystems and landscapes. Most of biodiversity studies have been carried out on the three levels genetic diversity (genediversity), species diversity and ecosystem diversity.

Genetic diversity includes all genetic information materials and carried by living organisms on the Earth; however, under specific circumstances, genetic diversity only denotes the genetic varieties within species. Heredity is a conservative process, but the mutation of genetic materials, which includes the change of chromosome number and structure, or the sequence of nucleotides, will increase genetic diversity. The genetic diversity may be expressed at the levels of cells, organs, physiological mechanisms and morphology.

Measurement of genetic diversity has been developed from the Research of chromosomes, the research on morphological variation, the disclosure of diversity at the molecular level with enzyme electrophoresis, to the determination of sequence of deoxyribonucleic acid (DNA). Research on genetic diversity can Reveals history of life evolution and be helps the conservation of species resources.

Species diversity is the phenotype of biological diversity expressed at the species level. The research on species diversity is much earlier, more extensive and with methods better developed than These on genetic diversity and ecosystem diversity. Depending on scales of different researches, there are two meanings for species diversity, that is, regional species diversity and community species diversity. Measurements of regional species diversity mainly include species richness, species-area relationship and the ratio of endemic species.

There are about 13 to 14 million of species on the Earth, but only 1.75 million have been scientifically described. So far we still know little about insects, lower invertebrates, and fungi. Species are not distributed evenly on Earth, and 12 megabiodiversity countries host 60% to 70% or even more species of the entire world. From the viewpoint of regions, the 18 generally recognized hot-spots of biodiversity host 20% of world plant species, and contain high ratio of endemic species, nevertheless, life species in these regions are also more severely threatened. Because of different geography and history, those countries with high ratio of endemic species will play an important role in the conservation of species diversity.

China is one of the countries with megabiodiversity and higher ratio of endemic species. However, endemic taxa are not evenly distributed. There are three endemic centers for endemic vascular plants in China, 14 key regions with terrestrial biodiversity of international

significance. They are of great significance in the conservation of species diversity in China.

Ecosystem diversity denotes the diversity of habitats, communities and ecological processes within the biosphere. The habitat diversity is the basis for the formation of community diversity and even the entire biological diversity. Community diversity is the diversity of composition, structure and dynamics (succession and fluctuation). Ecological process is the interaction or interrelationship among components and between those components and their environments, reflected mainly by energy flow, material cycling and information transference.

Ecosystem is a natural functional unit. The distribution of ecosystems is mainly affected by water and temperature condition. There are many ways to classify ecosystems, but the widely used one, nowadays, is based on the scale, that is, when at a large scale, classification will be based on the characteristics of habitats, and otherwise when at a middle or small scale, the classification will focus on the vegetation. The ecosystem diversity is also an important criteria for the determination of key region of biological diversity.

Ecosystem diversity is generally measured at two levels, that is, communities and ecosystems. As communities being kernel parts of ecosystems, the measurement of community diversity is often used as of ecosystem diversity. Though some ecosystem diversity indexes have been put forward, none of them have got widely accepted it is worthy of every attempt.

Ecosystem is also a dynamic function unit Those changes mainly include: the long-term change of physical environment, the genetic change as a result of natural selection. Monitoring of ecosystems is based right on those changes, but more attention is paid to the third one. Two ways of monitoring are recommended: (1) using sampling quadrate to monitor the change of composition, structure and major ecological processes of ecosystem; (2) using remote sensing (RS) and geographical information system (GIS) to monitor the change of area and distribution pattern of different ecosystems.

With the increasing human population and aggravating economic activities, mankind is exerting more and more influences on biological diversity. The most concerned one is the fragmentation of habitats or landscapes. Influences of habitat fragmentation include: (1) the energy budgets in fragmented habitats are significantly different from in those landscapes all covered with dense vegetation; (2) fragmented habitats suffer more from the winds; (3) fragmentation will affect the hydrological cycling of ecosystems; and (4) fragmentation will affect the ratio of species migration and extinction.

The relationship between biological diversity and ecosystem function is one of the core fields for ecosystem diversity research. What role do taxa play in the maintenance of structures and functions of ecosystems and whether different species or taxa are interchangeable regarding their function. Chapter 4 will give you a discussion on these topics after an introduction to the role of life species in ecosystems, keystone species and functional groups.

Comprehensiveness is the most significant characteristic in biological diversity research. The following two aspects can refer to the comprehensiveness, first, the comprehensiveness of all those levels from gene to landscape and even to the biosphere. The protection of endan-

gered species is not only limited to protect individuals at the species level, but already extends to discover mechanisms of species endangerment at levels of genes, cells and populations, to consider protection measures at levels of habitats or ecosystems. The second aspect is the comprehensiveness of different taxa and disciplines involved. For example, researches on the mechanism of maintenance of ecosystem diversity not only consider effects of ecological environment on system stability, but also pay more attention to effects of interactions among different taxa on system stability.

Biodiversity varies spatiotemporally, that is, growing out of nil and changing from simple to complex. The evolution of biodiversity has occurred at all of its levels, that is, closely related with both intrinsic mechanism of living organisms and changes of geosphere, hydrosphere and atmosphere.

Evolution of life is affected by such macroscopic factors as vicissitudes between ocean and land, the separation of Gawana and Laurasia, the drift of plates, and the vicissitudes of paleo-climate. During the evolution of biodiversity, the most astonishing event is nothing more than massive extinction of life species. What caused the massive extinction? Does it happen periodically? Regarding to the disappearance of dinosaurs, there are a variety of opinions, but no unanimous conclusion can be drawn from them. The event which happened in Quaternary more seriously affected the distribution of modern life species. During that era, because of the cold weather, glacial periods appeared on the Earth several times. The growth and retreat of pole glacier and alpine glacier modified habitats and the distribution of wildlife, and created conditions for species migration and new species formation. The Quaternary glacier also influenced the ecological environment of China, resulting in changes of vegetation among mixed coniferous deciduous forest, coniferous forest, grassland in alternation. Changes of vegetation caused fauna succession. The collision between the Indo-subcontinent Plate and the Eurasia Plate brought about the uplifting of Qinghai-Tibet Plateau. The raised plateau blocked warm and humid airflow and affected the air circulation in the north hemisphere.

Life species extinction and replacement occurs incessantly. The formation of new species increases biological diversity. However, there are heated debates on the concept of species in scientific circus. In the chapter of "Species and their formation", those concepts of species put forward by those Essentialists, Nominalists, Darwinists and biologists are discussed, respectively. The debates on the nature of species seemed to be originated from the emphases of different schools and thus resulted in the contending of different ideas. Since the birth of Modern Synthetic Evolution Theory, the biological species concept has been considered as most valuable one by evolutionary biologists. However, the evolution of a species from its ancestors cannot be always discrete and distinguishable event. The discontinuity in distribution, morphology, and reproductivity is also an important characteristic of species. The reproductive isolation is prerequisite for sympatric speciation and geographical isolation is also a possible cause. Human activities are major reason for modern species extinction and have directed the evolution of biological diversity.

With so many life species living on the Earth, to protect biological diversity, one of emergent tasks is to make an inventory of those species and to determine the list of identified species, and the range of their distribution in a specific region. Inventorying is the basis for biodiversity monitoring and research of conservation biology, and the prerequisite for conserving and sustainable utilizing biotic resources. Many globe-, region- and nation-wide inventories have already been implemented. Categorizing endangered species can simply and clearly demonstrate the status of endangered species and provide foundation for the implementation of species protection. The categorization of endangered species is generally based on their population size, their population characteristics, their range distribution, their habitat area and quality, causes of their endangerment. The categorization of species endangerment of the International Union of Conservation of Nature, the World Conservation Union (IUCN) contain eight levels, including extinction (EX), extinct in the wild (EW), critically endangered (CR), endangered (EN), vulnerable (VU), lower risk (LR), data deficient (DD), and not evaluated (NE). The Conservation on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna (CITES) decided the conditions of sign-off for the trade certification according to the degree of species endangerment. Because of the limited manpower, and material resources for the protection of biological diversity, in order to use those resources effectively, it is necessary to determine an order of priority for species protection. Generally, the priority is given to on the measurement of species diversity with emphasis on the endemism, keystone flora and fauna, and then set protection priority to determine which region should be protected first.

Scientists usually divide populations of endangered species into small populations and declining populations. Small population refers to those with extremely low number of individuals, which may extinct soon. Small populations hold special meaning for the protection of biological diversity. Declining population denotes those with large but decreasing number of individuals because of the pressures from destruction of habitats and hunting, but there is no clear line between the two terms. A population is a declining one when its size is diminishing. If no immediate measures are taken, the declining population will be destined to be a small population. Hence, declining populations and small populations are two different phases of endangered species only with different number of individuals. With the computer simulation technology, population viability analysis (PVA), which calculates the living probability of a population, can determine the surviving time of a small population. For different life species in different ecological environments, their smallest viable population sizes are different, thus, there is no common size of smallest viable population. Nevertheless there are quite developed methods for the analysis of small population viability, however, the analysis of declining population viability is still premature. Crested ibis is a critical small population. PVA of Crested ibis is introduced in Chapter 10.

It is undoubtedly an optimal choice to protect an endangered species in its original habitat. However, when the wild population of an endangered species is close to extinction and its habitat does not exist anymore, *ex-situ* conservation will provide last choice for its protec-

tion. In fact, many life species, such as Przewalcki's Horse, Arabian Oryx, and Pere David's Deer still living up to now, are right protected by *ex-situ* conservation. *Ex-situ* conservation includes the transfer of endangered species to both other habitats and artificial environment. The aim of the management of those populations is to or restore their wild populations. North American Black-footed ferret is a successful example. In *ex-situ* conservation environment, the development of individual behavior is easily neglected, so attention should be paid to the influences of imprinting and parental care on behavior development of juveniles. Special attention should be paid to training the captively bred individuals to learn to identify natural enemies and preys. Modern zoological parks, aquariums and botanical gardens have the responsibility to conserve, to breed, and to exhibit animals and plants, however, problems still exist such as small populations, heterozygosity and artificial selection in zoos, aquariums and botanical gardens. Large seed banks and gene banks have preserved a huge amount of genetic resources. Global actions are involved in present life species conservation, and the Conservation Breeding Specialist Group (CBSG) of the Species Surviving Commission (SSC) of IUCN has contributed much to the coordination and implementation of global off site conservation.

Since 1970's, gene engineering technologies such as DNA recombination, cell fusion, gene conversion have emerged, and now, we can transfer them to the genetic material of other organisms to produce human desired features. Till the end of 1995, American government has approved more than 10 agricultural products of gene engineering to market, and totally 311 genetically modified living organisms approved by Europe Union were released to environment from 1991 to 1994. Five years later (from 1991), the total sale of biotechnological products amounted to 6 billion in American markets. However, DNA gene recombination may be harmful to environment, such as crops with conversed genes may turn into weeds, thus bring about negative effects on the protection and sustainable utilization of biological diversity, likewise to human beings' health, and debates on moralities may be triggered when human genes are involved in conversion. Therefore, relevant agencies began to pay attention to those happenings. Biotechnology depends on biodiversity to provide genes, and it can also preserve the genetic resources for biodiversity and may produce new varieties and species. Because of these potential dangers, biotechnology risk assessment of should be strengthened.

Mankind has now already stepped into a civilized society and all countries have drafted laws to regulate people's activities of using natural resources, in order to protect the environment on which human beings depend and utilize biotic resources sustainably. For protecting the common environment of human beings, all countries are now seeking international cooperation to confine nations' actions, to coordinate actions for environmental protection and to ensure rational development of global environmental resources, and a series of international conventions have been formulated, such as Biodiversity Convention, the Convention on International Trade of Endangered Wild Flora and Fauna and the Convention on the Protection of Migratory Species. At the same time, many nations also have settled down some bilateral

or multi lateral treaties. Based on the principles of coordination between social economic development and environment protection, and respect for nation's sovereignty public ocean, outer space and the south pole can be managed the international society. Since the beginning of 1980's, the legislation on environment has developed rapidly in China. The principal law for environment protection in China is "The Law of Environment Protection of People's Republic of China", which was issued in 1989. Besides, China has also formulated some specific laws for controlling envïronment pollution, for the protection of oceanic and terrestrial living organisms, for the construction and management of nature reserves, and for the protection of wildlife species.

Nature reserves are set up to protect life species and their habitats, However, the existing. Existing nature reserves have not covered all areas with high biodiversity and of potential protection value. Using geographic information system (GIS) technology, Scott et al. analyzed the spatial information of relevant biological diversity to find lacuna areas of biodiversity protection. This technology is called GAP method. Nature reserves also have the responsibility to protect nature value other than biological diversity. So, the construction of nature reserves needs to consider ecosystem typicalness, fragility, species rarity, destruction degree by pollution, attraction of natural beauties and potential economic and scientific values. Generally, there are conflicts between Conservation and economic development, then it is necessary to make decision in line with local conditions whether to build one reserve with larger area, or several ones with smaller area. On the other hand, habitat corridors should be designed to link nature reserves to provide passages for the migration of wildlife. The effectiveness of habitat corridors depends on their width, and different species need significant different width of corridors. Nature reserves can be divided into kernel protection zones, buffer zones, and scientific experimental zones. To carry out eco-tourism in the experimental zone of nature reserves is a way to obtain revenue for the maintarinarie of natural reserve. However, the tourism management of nature reserves should match the goal of biodiversity protection, do best to abate the negative impacts resulting from tourism and allocate the earning rationally. Much relevant work has been carried out internationally. After the construction of nature reserves, their management should be based on the biological principles, and their ecological evaluation and management assessment should be implemented periodically.

The development of non-destructive DNA sampling technology greatly simplified procedures of DNA determination, and made it possible to identify the parenty in wild population, thus could more truly reflect genetic background of all kinds of life species and provide important genetic data and basis for the decision-making of conservation strategy. In the meantime, scientific research and the sense of protection can really go well with each other, that is, research will not be harmful to its objects any more. Using this technology in research on molecular evolution of some precious and endangered animals and conservation genetics will be helpful to reveal the evolution history of life species or populations, their evolution potential and future destination, and to inquire into the causes of species endangerment. Experts

from Kunming Institute of Zoology will introduce the results of their using non-destructive DNA sampling technology to test and measure the genetic diversity of Crested gibbon, Giant Panda, and Asian brown bear.

Yangtse Dolphin (*Lipotes vexillife*), a fresh water dolphin and the oldest kind of modern whales with high scientific values. Nowadays, because of changes in the Yangtse River, the number of Yangtse Dolphin declined dramatically. Relevant agencies and institutions of China have launched much work to save this precious, rare animal species. Chapter 16 will give you an introduction to its status, existing problems and protection strategies.

China is one of developing countries with a very large human population but relatively short of natural resources. During the long-term process of development history, most natural landscapes in China have been modified or destroyed, and conflict between increasing population, economic development and nature protection is becoming more and more intensified. The degradation and fragmentation of habitats is the most important reason for the endangerment of some beasts, their declining number and shrinkage of their distribution. Many nature reserves built for the protection of endangered life species are surrounded by developed areas, and become "islands". Genetic drift and in-breeding decrease the genetic diversity. In China, the fragmentation of habitats has been a severe obstacle for the protection of Giant Panda. introduces Chapter 17 with the protection project for Giant Panda and its habitat.

The *ex-situ* conservation of plants started in early 1980's in Xishuangbanna. 10 years later, an *ex-situ* conservation zone, more than 80ha in area, for tropical plants and seeds were constructed. Many nationally key protected plants are protected there. In the meantime, theories and methods for plant *ex-situ* conservation have been further developed. In Chapter 18, after an introduction of the research on *ex-situ* conservation in Xishuangbanna Botanical Garden, a discussion is given on problems in the *ex-situ* conservation of plants.

Biodiversity conservation and its sustainable utilization in multi-minority regions have brought much concern of governments and biologists. Scientists from the Conservation Biology Center of Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences have carried out a three year' (1992-1994) research project in Gaoligong Mt. aminority region in southwestern Yunnan. It is a critical for the biodiversity internship and training on conservation sense in the remote mountainous regions. Chapter 19 gives you a brief introduction to methods, resource status and suggestion of conservation and utilization in the project.

Hongkong was once covered with dense forests, but through this millennium, almost all the forest landscapes have been destroyed. Hongkong has the similar fauna and flora to those in Guangdong, nevertheless, there are some endemic species such as Romer's Tree Frog (*Philautus romeri*), the Hongkong Cascade Frog (*Amolops hongkongensis*) and Anderson's Stream Snake (*Opisthotropis andersonii*). Hongkong is also an asylum for some endangered birds during winter. Jackals, foxes, large linden civet, leopards, tigers, Black-faced Spoonbill (*Platalae minor*) and *Aplyopris lini*, once distributed in this region, but now they all disappeared. Hongkong is a port for many wildlife exportation and also a major region for their

consumption. In recent years, with the strengthening management, the impetus of illegal trade of wildlife has got controlled. However, because of coastal economic development and over-fishing, the marine area of Hongkong has become the most seriously endangered natural habitat. Beginning in 1973, the area of national parks constructed in Hongkong has already covered to 40% of its land area. Not until late 80's, affects on ecological environment have been taken into consideration in economic development, nevertheless, it is an encouraging step for the coordination of economic development and nature protection in Hongkong.

Taiwan is a younger land bridged island. During Quaternary, the Taiwan Straits emerged out of the surface of ocean several times. Taiwan has very high biodiversity, though few endemic species and genera are found there. Vegetation there are similar to those in southwestern mainland and mountainous Himalayas. The similarity of amphibian between Taiwan and mainland is higher than that between Taiwan and Japan. To protect its high biological diversity and ecological environment, Taiwan has already set up 18 nature reserves, 4 wildlife protected regions, 5 national parks and 7 coastal protected zones and water source protected regions. The area of these protected regions and national parks makes up to 8.43% of total area of Taiwan. From 1992, scientists from different research fields launched a long-term ecological observation research in Fushan, started systematic monitoring on biodiversity.

Based on case studies of biological diversity in different contents or different regions, we hope this book can provide readers with opportunities to understand principles and methods of conservation biology. Whether or not do these cases conform your research interests. How much perceptual knowledge you get. You will get an answer when you read through this book.

第1章 概 论

科学之林中，一门新的学科——保护生物学在众多学科中脱颖而出，成为自然科学家、社会科学家与人文科学家注目的焦点。与此同时，在大众媒介中，“生物多样性”一词也在媒体的传播中成为家喻户晓的名词。生物多样性的确切含义是什么？生物多样性的价值何在？何谓保护生物学？保护生物学与生物多样性之间存在何种内在联系？这些是深入探讨保护生物学之前必须明确的问题。

1.1 保护生物学与生物多样性

延续性与多样性是生命的两大基本特征。生命的延续性指地球上的生命形式从低级到高级、从原始类型到复杂类型，都具有自我复制、繁衍再生的能力。

生物多样性是生物及其与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程的总和，包括动物、植物、微生物和它们所拥有的基因以及它们与其生存环境形成的复杂的生态系统。它是生命系统的基本特征。生命系统是一个等级系统（hierachical system），包括多个层次或水平——基因、细胞、组织、器官、种群、物种、群落、生态系统、景观。每一个层次都具有丰富的变化，即都存在着多样性。但在理论与实践上较重要、研究较多的主要有基因多样性（或遗传多样性）、物种多样性和生态系统多样性。现在，人们往往把生物多样性视为生命实体本身，而不仅仅看作是生命系统的重要特征之一。人类文化的多样性也可被认为是生物多样性的一部分。正如遗传多样性和物种多样性一样，人类文化的一些特征表现出人们在特殊环境下生存的策略。

遗传多样性指生物体内决定性状的遗传因子及其组合的多样性，它决定其他两个层次的生物多样性。生物遗传的物质基础是脱氧核糖核酸（DNA）或核糖核酸（RNA）。一个哺乳动物的一个单倍基因组（haploid genome）约有 3×10^9 个核苷酸对，相当于 300 万个基因（刘祖洞　1991）。每个基因都可能参与性状控制，或是一个基因起主导作用，或是多个基因协调控制一个性状。同一个基因位点可能存在着多个等位基因，这些等位基因可以分离重组，于是产生了丰富多样的基因型。另一方面，基因可能发生突变，例如，一个人类基因位点的突变率为十万分之一。基因突变增加了遗传多样性。由于遗传学研究生物的遗传变异，因此，保护生物学与遗传学有着密切的关系。但保护生物学研究者更关心物种中基因位点杂合度、近交和杂交引起的物种进化适合度（evolutionary fitness）的变化以及小种群中的遗传多样性的变化等等。

种内的多样性是物种以上各水平多样性的最重要来源。遗传变异、生活史特点、种群动态及其遗传结构等决定或影响着一个物种与其他物种及其环境相互作用的方式。而且，种内

本章作者：蒋志刚，马克平

的多样性是一个物种对人为干扰进行成功反应的决定因素。种内的遗传变异程度也决定其进化的潜势。所有的遗传多样性都发生在分子水平，并且都与核酸的理化性质紧密相关。新的变异是突变的结果。自然界中存在的变异源于突变的积累，这些突变都经受过自然选择。一些中性突变通过随机过程整合到基因组中。上述过程形成了丰富的遗传多样性。

遗传多样性检测的方法随着生物学，特别是遗传学和分子生物学的发展而不断提高和完善，从形态学水平、细胞学（染色体）水平、生理生化水平逐渐发展到分子水平。从形态学或表型性状上检测遗传多样性是最经典也是最简便易行的方法。通常所利用的表型性状主要有两类，一是符合孟德尔遗传规律的单基因性状，另一类是根据多基因决定的数量性状。染色体多态性主要从染色体数目、组型及其减数分裂时的行为等方面进行研究；蛋白质多态性一般通过两种途径分析，一是氨基酸序列分析，一是同工酶或等位酶电泳分析，后者应用较为广泛。DNA 多态性主要通过 RFLP（限制片段长度多态性）、DNA 指纹（DNA fingerprinting）、RAPD（随机扩增多态 DNA）等技术进行分析。

物种多样性是指一定区域内物种的多样化及其变化，包括一定区域内生物区系的状况（如受威胁状况和特有性等）、形成、演化、分布格局及其维持机制等。生态学中的物种多样性则是对生物群落组织化水平的度量，与此处的物种多样性即生物多样性物种水平的多样性有所不同。

物种是一级生物分类单元，代表一群形态上、生理上、生化上与其他生物有明显区别的生物。通常这群生物之间可以交换遗传物质，产生可育后代。如果说遗传多样性损失常常是人们肉眼所不可见的，那么，物种灭绝是人们所能看见的，是引起人们警觉的现象。但是，由于物种数目繁多，许多物种在人们开展研究之前就可能已经灭绝。目前已记录的生物物种为140～170 万种，其中一半以上的物种分布在热带地区。据 E. O. Wilson 1992 年的统计资料，目前全球已记录的生物为 141.3 万种，其中昆虫 75.1 万种，其他动物 28.1 万种，高等植物 24.84 万种，真菌 6.9 万种，真核单细胞有机体 3.08 万种，藻类 2.69 万种，细菌等 0.48 万种，病毒 0.1 万种。估计全世界生物总数在 200 万种至 1 亿种之间。因此，分类学家在物种分类和编目方面面临着艰巨的任务。

物种多样性的测度有多种方法，但一般多采用物种丰富度指数（species richness index），即一定区域内物种的数目来测定。在此基础上，还应尽量考虑物种的质量特征。首先，物种之间亲缘关系的远近也表明一种“距离”或差异，从一个方面反映多样性的程度，如一个有 2 种蛇和一种鸟的岛屿的多样性应高于一个只有 3 种蛇的岛屿，即考虑分类学多样性（taxonomic diversity）。其次，由于不同生物类群的研究基础有很大差异，实践中往往选择易于鉴定且意义较大的类群进行测度，而不可能包括所有的生物类群。一般先选择维管束植物、哺乳动物和鸟类，然后选择其他的脊椎动物、大型无脊椎动物、苔藓、地衣、藻类和真菌等，很少包括土壤生物在内。此外，物种多样性测度还应考虑不同物种量的差异，即物种的相对多度。

对大多数生物类群而言，物种丰富度指数在空间上表现出从两极向热带不断增加的规律。物种多样性还受到当地地貌、气候和环境的影响，同时也会打上地质历史变迁的烙印。一般说来，热带雨林、珊瑚礁、大型的热带湖泊（甚至可能包括深海）是物种多样性最丰富的生境。

物种之间存在着相互作用，如猞猁与兔子之间的捕食关系，虱子与兔子之间的寄生关系，根瘤菌与豆科植物的互惠共生关系等等。物种之间相互依存，形成一个功能整体，称之为生

物群落。生物群落的多样性主要指群落的组成、结构和动态（包括演替和波动）方面的多样化。从物种组成方面研究群落的组织水平或多样化程度的工作已有较长的历史，方法也比较成熟。物种多样性只是时间流中生物群落中物种集合的一个横截面。当生态环境或内部结构变化时，生物群落中的物种组成，即物种多样性会发生变化，最终导致整个生物群落的动、植物组成成分更换，这一过程称之为演替。除了在生态时间尺度内生物多样性会变化以外，在地球上不同的生态地理环境中，由于太阳辐射、降水、氧分压、蒸发强度等因素的差异，发育着不同的生态系统：如冻原、北方针叶林、落叶阔叶林、常绿阔叶林、热带雨林、高山草原和荒漠等。这种物种集合的空间多样性称为生态系统多样性，即生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境差异、生态过程变化的多样性。

生物多样性是生命系统的基本特征。生物圈的结构和功能取决于生物多样性的状态。以遗传杂合性下降为表征的遗传多样性损失，可能降低物种的生存力。物种灭绝使物种多样性降低。物种多样性和生态环境变化又影响生态系统多样性。因此，保护生物学与生物多样性密切相关，从某种意义上说，保护生物学是研究生物多样性保护的科学，即研究从保护生物物种及其生存环境着手来保护生物多样性的科学。

1.2　生物多样性的价值

生物多样性具有利用价值和其内在的价值。生物多样性的利用价值可分为直接利用价值、生态价值、科学价值和美学价值四大类。

生物多样性的直接利用价值指生物资源可供人类消费的作用，如作为食物、燃料、建材等。目前人们仅仅利用了生物界的一部分，许多野生动植物还有待驯化，以培育新的作物、家畜；许多野生乔木可以筛选速生树种。例如，中国西双版纳生长着一种叫铁刀木（*Cassia siamea*）的速生树，当地居民间隔一定时间砍取铁刀木的枝条作燃料，留下树干发枝，解决了当地的能源问题，持续利用了生物资源。又如，中国的传统中药材多为野生动、植物，中国著名植物学家蔡希陶教授等曾发现了抗癌植物——云南美登木（*Matenus hookeri*）。可以预言，人们将不断发现许多野生动、植物新的使用价值。

生物的生态价值指的是其维持生物圈的功能。绿色植物通过光合作用呼出氧气、吸入二氧化碳，维持了大气成分的相对稳定。土壤中的分解者——真菌、微生物和土壤动物分解了死去的植物和动物，清除了有机垃圾，是生物圈物质循环中不可缺少的一环。森林和草地截留降水，保持水土。因此，生物多样性的生态价值常常是难以定量估计的。

现有的生物多样性包含着丰富的信息，具有科学研究的价值。例如，经过 20 年的定位研究，Cherfas (1991) 发现荷兰森林中真菌数量下降了，不但食用菌数量下降，其他真菌也减少了。德国的研究也发现了类似的现象。在森林中，蘑菇与树木共生，土壤真菌促进了植物抗草食动物啃食和抗低温能力，增强了植物吸收养分的能力。为什么这些真菌会消失呢？人们尚无确切的答案，这很可能与空气污染有关。森林真菌的消失，可能是树木大量死亡的前兆，因此，科学家正在研究扭转这一趋势的措施。

生物多样性的美学价值是其环境功效的一部分。近年来全球兴起了生态旅游热，据估计，全球生态旅游业的产值达 120 亿美元。

生物多样性的内在价值（intrinsic value）是一个有争议的概念。一些保护生物学家和环境

哲学家认为生物多样性具有内在价值（Soule　1985；Ehrenfeld　1988）。生物不同于机器，能自我选择目标或按其DNA链的遗传信息规定的目标运转，这种内在价值是无法进行客观估计的。生物多样性的利用价值与内在价值是相互关联的。

1.3　人类与自然关系的演化

种植业和养殖业尚未出现以前，古人主要靠渔、猎和采集野果为生。尽管那时人们依赖野生动物为生，但由于当时人口有限，且人类的狩猎主要用石块和木棍，故没有过度地干扰自然生态系统。使用弓箭、捕网、陷坑等狩猎手段一般不会对野生动物种群造成灭绝性的伤害。

狩猎收获的机遇性大，采集野果则受到季节的影响。为了保证稳定的食物、衣料来源，人们烧荒开垦，驯化野生动物，于是，种植业、养殖业出现了。《孟子》曾记载："当尧之时，……草木畅茂，禽兽繁殖，五谷不登，禽兽逼人，兽蹄鸟迹之道，交于中国。尧独忧之，举舜而敷治焉。舜使益掌火，益烈山泽而焚之，禽兽逃匿。"意思即尧当政的时代，树木茂密，野兽横行，尧感到忧郁，请舜来治理。舜用火烧森林，于是，野鸟和野兽都逃走了。于是，人与自然的关系发生了变化。

人们的自然保护意识与文明程度和社会生产力水平密切相关。在采集、狩猎文明阶段，尽管不了解自然生态规律，但是长时间的实践使人们明白采集狩猎收获的生物量不能超过自然生物生长量，否则将会危及未来的利用。这些信条往往以口头的、宗教的甚至迷信的方式保存下来（Gadgil和Guha　1992）。当人类文明发展到游牧、农耕阶段，人类加重了对大自然的开发利用，而保护则相对削弱了。农业则是靠种植单一作物群落、牺牲物种多样性来获得来源较可靠的生活资料。当人口不多，游牧业、种植业不会占据太多的野生物种生存空间时，人类与自然仍能保持着和谐的关系。

古代为保护自然景观，曾划定过禁猎保护区。周朝时天子、贵族都有不同范围的禁猎区，规定"天子百里，诸侯四十里"，不许入内砍伐和捕猎。据《周礼》记载，当时国家专门设置管理机构和人员。而后的许多皇家园林如晋代的"灵禽苑"、唐代的"华清宫"、元代的"琼花岛"、明代的"西苑"和清代的"避暑山庄"等，在客观上都起到了保护中国生物资源的作用。

中国名山大川的宗教文化胜地和少数民族的"龙山"、"风水地"都是生物资源保护区的雏形，是中华民族保护生物资源的朴素形式。"龙山"是西双版纳少数民族的神山或坟地，被水田、植物种植园和村寨所包围。在原始植被大面积砍伐开垦的今天，龙山保存了原始森林的片段，保存了珍贵的热带树木种源。

中国古人曾有科学利用野生动物资源的意识。公元前1066～公元前771年的西周时期即有"祭祀山林泽川牺牲毋用牝"，约定不用雌性动物祭祀。同时《月令》明申"夏三月，川泽不入网罩，以成鱼鳖之长"。夏季，河流和湖泊不准捕捞鱼虾，以利小鱼和幼鳖生长。宋代，政府曾收缴猎具，并明令"民二月至九月，不得采捕虫鱼，弹射飞鸟，有司岁申明之"。然而，近两个世纪以来，由于连年战争，自然灾害，加之人口激增，对生物资源造成了很大的破坏。到本世纪40年代后期，全国的森林覆盖面积仅剩8.5%。

早期的西方工业文明强调向大自然索取。17世纪，西方列强在全球开拓殖民地即是一例

(White 1967)。当人口增加，科学技术发达后，人类对野生物种，特别是大型野生动物生存的威胁日益增加，保护野生物种，保护自然环境，不得不提到议事日程上来。

1.4 生物多样性的危机及其根源

30亿年的进化历程使当代的生物多样性高于历史上任何地质年代。但同时，地球上的生物多样性也正以空前的速度消失。不仅野生动植物的遗传、物种和生态系统多样性下降，家养动物和栽培作物的多样性也在丧失。在美国，97%的蔬菜品种已经消失（Cherfas 1993）。高草大草原曾经是北美洲的典型植被，据世界资源研究所（WRI 1991）估计，北美原有的150万km^2大草原现在只剩下不到1%。英国1 432km^2石楠只剩下了27%［Natural Conservancy（UK） 1984］。在澳大利亚和北美洲，自从人类定居以来，74%～86%体重在44千克以上的大型动物由于人类狩猎而灭绝了（Martin，Klein 1984）。

自1600年以来，所有的生物类群中，以哺乳动物和鸟类的灭绝比例最高，分别为2.1%和1.3%（Reid和Miller 1989）。尽管这些数字并不引人注目，但是这其中大部分鸟、兽灭绝发生在最近的150年内。公元1600～1700年期间，大约每10年灭绝一个哺乳动物和鸟类物种，而公元1850～1950年期间，灭绝速率上升到大约每两年灭绝一种哺乳动物和鸟类。

据估计，地球上有4 000种哺乳动物（Cobert，Hill 1980；Hinacki等 1982），这是物种形成与灭绝大致平衡的结果。Schopf（1982）、Stanley（1985）和Gingerich（1985）根据古生物学数据估计了哺乳动物物种的平均寿命。Stanley（1985）和Gingerich（1985）则认为，物种的寿命应当是1到数百万年，200万年是大约的平均数。按此推算，大约每500年就有一个物种灭绝。Schopf（1982）认为，人们通常过高地估计了物种的寿命，较客观的估计值应该是20万年。以4 000个哺乳动物物种作为平衡点，那每50年就有一个物种灭绝。

在过去的400年中，全世界共灭绝了58种哺乳动物。平均约每年灭绝0.15种，大约每7年灭绝一个种，这个速率较化石记录高7至70倍。本世纪内已经灭绝了23种哺乳动物，每年0.27种，每4年中就有一种哺乳动物从地球上消失了，灭绝速率较正常化石记录高13到135倍（Flesness 1990）。

人类活动除了造成物种的灭绝外，更严重的是造成了物种的局部灭绝，这种局部灭绝的后果同样也是严峻的。局部灭绝可能导致物种的最后灭绝。目前，野生动物栖息地破碎成斑块，斑块间的距离大，斑块面积小。一旦物种在局部斑块灭绝后，靠个体在斑块间自由迁徙，很难恢复重建种群。在美国西部的国家公园中，自从国家公园建立以来，都发生了哺乳动物的灭绝，哺乳动物的灭绝速率高于迁入速率，国家公园的面积越小，灭绝率越高；国家公园建立的时间越长，灭绝率越高（图1-1）。可见即使在国家公园这样的严格保护状态下，斑块生境中的野生动物也面临着灭绝的风险，栖息地破碎化对野生动物造成了灾害（Newmark 1995）。

据我国1962年、1973年、1980年、1984年和1989年颁布的野生动物保护名录统计，列入名录的哺乳类、鸟类、爬行类、两栖类和鱼类种类，1962年为59个分类单元（taxon），其中处于濒危状态的I级保护种类有27个分类单元，到1989年则增加到376个分类单元。其中，列为I级保护的种类达101个分类单元，高于世界平均水平（蒋志刚，王祖望 1995）。

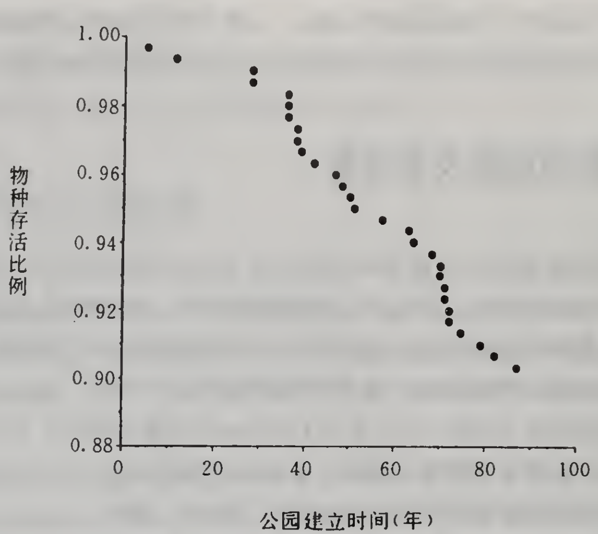


图 1-1 美国西北部 14 个国家公园中，
299 个哺乳动物种群的存活比例与国家公园建立时间的关系

当代物种灭绝规模大，涉及面广。历史上从未有这么多的物种在这么短的时间内面临生存危机。如果这一趋势继续下去，那么，今天我们所面临的灭绝规模将不亚于历史上任何一次物种大灭绝。如果我们现在不立即采取行动扭转目前地球上物种灭绝的趋势的话，在不久的将来，不但千千万万目前尚不知名的物种会灭绝，而且，许多人们喜爱的物种如大熊猫、长颈鹿、白鳍豚、犀鸟等都会灭绝。

生物多样性丧失的直接原因主要有生境丧失和破碎化、外来种的侵入、生物资源的过度开发、环境污染、全球气候变化和工业化的农业及林业等。但这些还不是问题的根本所在，根源在于人口的剧增和自然资源消耗的高速度，不断狭窄的农业、林业和渔业的贸易谱，经济系统和政策未能评估环境及其资源的价值，生物资源利用和保护产生的效益分配的不均衡，知识及其应用的不充分，以及法律和制度的不合理。总而言之，人类活动是造成生物多样性以空前的速度丧失的根本原因，而且影响生物多样性的因素往往是复合因素。

由于人口增长而带来的对生存空间和食物需求的增长，使地球上的许多地区大面积人造景观，如农田、人工草场、人工林和人工水产养殖基地等已经取代了自然景观。人类生存空间的扩展侵占了野生动物的生存空间，这是目前物种灭绝的最主要原因。

人类历史上曾多次大规模地迁移，如央格逊人迁移到北美洲和澳大利亚，西班牙人迁移到南美洲。这些殖民过程是一部开垦自然植被、猎杀野生动物的历史。移民和外来物种的引入，特别是家养动物的引入，危及了当地物种的生存。

工业革命以来，人类不仅数量迅速增长，改造自然的能力也极大地增强。我们已经有能力将长江之水拦腰截断，将莽莽北大荒开垦为农田。同时，人类活动也带来了严重的环境污染问题，如从残余农药在食物链中的富集，工业废气、废水、废渣的大量排放，到人们生活垃圾的堆积等等。

环境污染使得许多陆地和水体不再适应野生生物的生存。由于大量排放工业废水和生活污水，一些较大的海域如地中海和阿拉伯海湾正面临着生物学死亡。一些内陆水体，如咸海

的生物群落已经完全毁灭，许多特产鱼类消失了。从工厂、汽车排出的废气，是形成酸雨的主要原因，如中国重庆已经成为世界四大酸雨区之一。大气圈中二氧化碳的增长及臭氧层的消失，可能或已经在改变着地球的气候，后果是难以想象的。

经济发达国家与经济欠发达国家的经济发展水平存在着悬殊的差异，如1995年世界上最发达国家与最不发达国家的人均国民总产值相差近300倍。生物多样性高的热带国家多是欠发达国家，缺乏保护生物多样性的资金和技术力量，这是目前生物多样性危机的另一特点。

所有这一切都引起了人们的焦虑。人们已经意识到生物多样性危机将是人类自身的危机，影响着人类的生存与发展。

1.5 保护生物学的诞生

本世纪70年代，科技界和许多国家开始重视人类经济活动对环境的污染和野生物种的生存危机，但是当时没有专门研究生物多样性的学科，有关物种生存条件、灭绝机制以及环境保护的研究多散见于各个基础生物学科之中。随着生物多样性问题的日益突出及有关研究资料的积累，有关保护生物学研究人员迫切需要交流信息，于是，1978年，第一届国际保护生物学大会在美国圣地亚哥动物园召开。1985年，保护生物学会成立。现在，保护生物学会成为北美会员人数增长最快的一个学会（Primack 1993)。

从1990年开始，北美的许多大学设立了保护生物学专业，而且此专业目前已经成为大学生们喜欢选修的热门专业。许多基金会，包括美国国家科学基金会，都将保护生物学作为优先资助领域。联合国环境规划署和世界银行也为生物多样性和持续发展研究投入了大量的资金。两本保护生物学专业期刊 Conservation Biology 和 Biological Conservation 的创刊发行，则为保护生物学家们提供了交流研究成果、传播保护生物学知识的园地。

生物多样性是人类的共同财富。生物圈是一个相互关联的功能整体，生物物种分布和迁徙没有国界。局部的污染和生物多样性变化将影响整个生物圈。野生生物的国际贸易导致富国对穷国生物资源的破坏。因此，生物多样性保护是一项全球性的任务，需要各国协调行动，共同努力。自从1973年《濒危动植物物种国际贸易公约》(CITES) 签订以来，国际上已经签署了一系列国际公约。最近的一次，也是最重要的一次，是1992年6月在巴西首都里约热内卢召开的联合国环境与发展大会，会上签署了生物多样性公约（Convention on Biological Diversity)、里约宣言（The Rio Declaration）和气候变化框架公约（Convention on Climate Change)。这表明，各缔约国政府已经就保护生物多样性达成共识，开始协调步伐。

中国保护生物学研究起步较晚，力量薄弱。大多数物种受威胁状态不明，重点保护动物缺乏长期的、系统的有效监测；许多新方法和新技术还没有应用；许多自然保护区虽然已经建立，但是其设计与管理水平有待进一步提高。

尽管1959年中国科学院在鼎湖山建立了中国第一个自然保护区，但真正的生物多样性保护和研究开始于80年代后期。1990年中国科学院成立了生物多样性工作组，1992年成立了生物多样性委员会，统一协调中国科学院生物多样性研究工作。1994年中国政府颁布了《中国21世纪议程》和《中国生物多样性保护行动计划》，以履行生物多样性公约。这一切表明中国加快了生物多样性研究和保护的步伐。

1.6 保护生物学的结构与特征

保护生物学是一门综合性学科，目标是评估人类对生物多样性的影响，提出防止物种灭绝的具体措施（Soule 1986；Wilson 1992）。它具有理论科学和应用管理科学的双重特征，由基础生物学、应用生物学和社会科学交叉融合而成（图 1-2）。

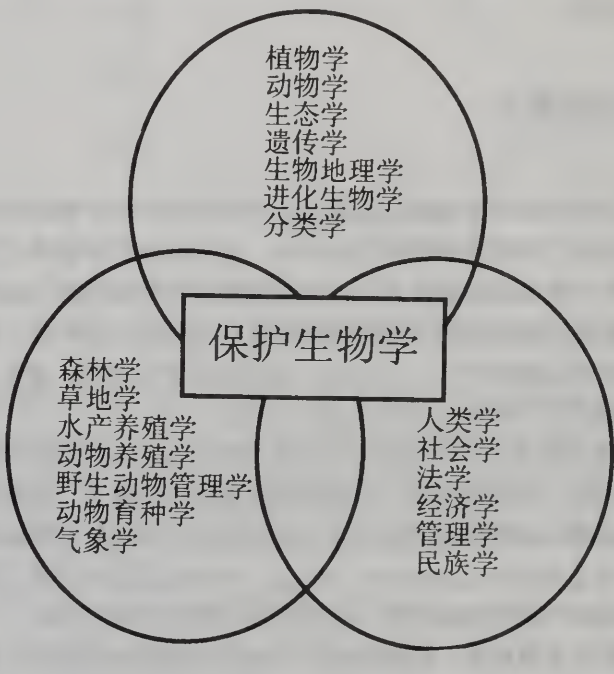


图 1-2 保护生物学的学科结构

目前地球上很难找到未受到人类活动影响的自然生态系统，自然保护需要人们直接干预自然生态系统。我们常常需要了解人类活动对物种生存的影响，即使在自然保护区，也需要评价对非严格保护的动植物资源的适度收获问题，研究生态旅游对保持自然保护区生态功能的作用等。

应用生物学科（如野生动物管理学、水产养殖学、林学、农学和环境保护科学）为保护生物学提出了研究课题。野生动物保护、持续利用和有害生物控制是野生动物管理学的重要内容。尽管今天自然保护的概念已经从单一物种的保护发展到整个自然生态环境的保护、生物多样性的保护。然而，野生动物作为生态系统中最活跃、最引人注目、对环境变化敏感、受威胁最严重的生物类群，其保护仍然是保护生物学研究的焦点之一。

保护生物学也涉及到社会科学问题。环境保护法、野生动物保护法是保护生态环境、保护珍稀濒危物种的法律依据。制定这些法律需要保护生物科学的研究。物种数量和分布在不断地变化，野生动物保护法也需要根据物种监测数据及时修订。中国少数民族多生活在自然环境相对保存完好的地区，依赖自然资源提供必需的生活物资，因此，他们管理、保护和开发生物资源的经验值得总结提高。

保护生物学是一门决策科学。为了保护自然，减缓物种灭绝，人们依据保护生物学原理

每时每刻都在作出管理决策。保护生物学家通过物种多样性的编目监测，建立生物多样性地理信息系统，为宏观管理决策提供信息，以保存物种，保护生物多样性和自然环境。这些管理决策大至省级、国家级自然保护区的设立及濒危物种保护等级的确定，小至一批野生动植物产品的出境贸易许可证的颁发等等。因此，保护生物学的研究和应用是紧密相关的两个环节。研究为保护提供了信息，应用又为保护生物学研究提出了新的课题。如此循环，保护生物学得以发展、走向成熟。

保护生物学研究是为了保存不同环境中的生物多样性，保存物种的进化潜力。实际操作时，人们又常常以简单的手段来调控复杂多变的生态系统，这两者之间的矛盾造成了保护生物学的具有不同于其他学科的特征（Primack 1993）：

（1）保护生物学是一门处理危机的决策科学：Soule（1985）将保护生物学称之为“危机学科”，这种学科往往要求根据不完全的信息进行决策，而等搜集到足够的信息再行决策时将会错过决策机会。决策者将利用直觉和创造力加上现有的信息来比较相似的事例，再参照理论模式进行决断。当然这与科学家通常所受的训练相悖，但是，为了处理我们所面临的环境问题，目前我们并无其他的选择。检验决策的标准是：珍稀物种是否仍然具有野生状态下的可生存种群？具有代表性的自然生态系统是否保存完整？对生物资源的利用是否既满足当代的需要，又保存了未来利用的基础？等等。

（2）保护生物学是一门处理统计现象的科学：生态系统是复杂的、难以预测的研究对象，因此，保护生物学家常常不能对一个环境问题提供简单的答案。对于这一点，不仅大众不满意，就是保护生物学家自己也感到沮丧。环境问题往往是多因子综合作用的动态过程，不确定性是生态与自然保护问题的固有特征。因此，常常并不是由于学科的成熟与否和科学家能力强弱，而是由于生态问题的客观特征，因此只能在一定概率水平上给出生态环境和生物多样性问题的答案。

（3）保护生物学是一门价值取向的科学：科学应当是不涉及人的观点与愿望、无价值取向的、完全客观的东西。然而，科学研究是靠人来完成的，人的经验和目的往往影响科学。尽管人们往往不承认这一点。西方有人认为，现代科学是价值取向的（Grumbine　1992），这一观点称之为“后现代科学”（Post modern science）。在这一点上，保护生物学是为了保护有价值的生物多样性，因此，它是一门价值取向、使命取向的科学。

1.7　保护生物学的未来研究

当前，保护生物学方面较活跃的研究领域有下列几个方面：

（1）小种群生存概率：由于生境的异质性和个体扩散，形成了许多小种群。一个物种的命运最终取决于构成该物种的所有小种群的命运。随着小种群内近交系数的逐代上升，遗传杂合性逐代降低，导致种群的适合度下降，最终导致小种群的灭绝。在迁地保护物种时，保存的种群大小涉及到资金的投入和保护的效果。因此，物种的最小可生存种群应如何确定是一个热点问题。

（2）确定和保护生物多样性热点地区：世界上物种最多的地区是热带雨林、珊瑚礁和热带湖泊（Grassle　1991）。从全球来看，物种多样性以赤道地区为高。位于生物多样性高的热带地区的国家多缺少保护所需的资金，如何保护这些国家的生物多样性是一个现实问题。

(3) 物种濒危灭绝机制：物种灭绝后的遗传损失大小与物种分类地位有关。当今生物多样性保护的着眼点是减缓现有物种的灭绝速率，特别是减缓那些单种科、单种属的灭绝；其次是研究防止那些生态系统中的旗舰种（Flagship species）、关键种（Keystone species）灭绝的措施；此外，从物种生存的生物学机制和外部生态环境着手，探讨物种灭绝的可预防性。

(4) 生境破碎问题：在这方面的研究热点有生境破碎的动态过程、生境破碎与生境异质性、生境斑块的隔离程度、边缘效应与岛屿效应，生境斑块中种群生灭动态、生境斑块的微气候环境以及在破碎生境中维持生物多样性的措施等。

(5) 自然保护区理论：建设自然保护区时，保护区的位置、大小、形状，保护区之间的网络联系，怎样减少自然保护区内的边缘效应和破碎效应，怎样建设自然保护区间的生境走廊，怎样管理和利用自然保护区等都是人们所关心的问题。

(6) 立法与公众教育：制定生物多样性保护法律法规，规范全民保护生物多样性的行为。在普及自然野生动物保护法知识、提高公众的生物多样性保护意识、总结少数民族利用和保护生物资源的经验、进行生物多样性保护与持续利用宣传教育等方面，许多工作正在进行。

仅仅几千年的时间，相对于野生生物，人类已经变得无比强大，人类改造自然的能力仍在加速增强。然而，人类的生物学属性没有改变，我们的生存仍需要生物资源。生物多样性是宝贵的自然遗产，如果人类社会生产力的发展危害了野生生物的生存，必将危害人类的自身生存。我们只有将保护环境、保护生物多样性放到与经济建设同等重要的地位，才能为当代的发展和未来世代保存一个绿色的环境和充足的资源。

第 2 章　遗传多样性

遗传多样性是生物多样性的重要组成部分，是地球上所有生物携带的遗传信息的总和（施立明等　1993）。可以说，一般在谈及生态系统多样性和物种多样性时已经涉及到了遗传多样性，因为物种是构成生物群落进而组成生态系统的基本单元，任何物种都具有其独特的基因库和遗传组成，物种多样性已经包含了基因（遗传）的多样性，故遗传多样性是生态系统多样性和物种多样性的基础（施立明等　1993；葛颂等　1994），换句话说，遗传多样性是生物多样性的内在形式。

2.1　基本概念

目前，遗传多样性这一术语尚无严格定义。McNeely 等（1990）把遗传多样性定义为蕴藏在地球上植物、动物和微生物个体基因中的遗传信息的总和。施立明（1990）则把遗传多样性看成是种内或种间表现在分子、细胞、个体三个水平的遗传变异度。前一定义似乎有些笼统，而后一定义则不甚确切。相比之下，世界资源研究所（WRI）等（1992）在《全球生物多样性策略》这一纲领性文件中的定义更为明确，即“遗传多样性是指种内基因的变化，包括同种显著不同的群体间或同一群体内的遗传变异”。换句话说，遗传多样性主要是指种内不同群体之间或同 一群体内不同个体的遗传变异的总和(施立明等　1993)。从这一定义中可以看出，遗传多样性基本上包括了下面几层含义：

首先，遗传多样性是指生物种内的遗传变异。尽管广义的遗传多样性可泛指地球上所有生物携带的遗传信息，包括不同物种的不同基因库所体现出来的物种多样性，但作为生物多样性的一个重要层次，遗传多样性所指的主要还是种内的遗传变异（施立明等　1993；葛颂等　1994；WRI 等　1992）。物种是由个体组成的，除了孤雌生殖、同卵双生子以及无性繁殖以外，生物界没有两个个体具有完全一致的基因型或基因组，这就是遗传变异最基本的特征。从进化的角度看，个体必须组成群体或群体系统（地理宗、生态型、变种、亚种等）才具有进化意义，遗传上有差别的个体在组成群体或群体系统时形成各种各样的群体遗传结构(population genetic structure)（Hamrick　1989)，产生新的遗传多样性。Clausen 及其同事们对委陵菜（*Potentilla glandulosa*）的经典研究可以很清楚地说明种内遗传变异的性质。他们对该种进行了长达十多年的形态学、遗传学和生态学研究后，将该种的遗传变异分成几种类型：①局部群体内的变异；②生活在相似气候和土壤条件下隔离群体间的变异；③生长在不同环境条件下、产生独特生态型的群体间的变异；④分类学上亚种间的变异（Clausen　1951）。因此，种内的遗传变异既包括群体内的个体间变异，也包括群体间或群体系统（生态型、变种、亚种）间以及农业上品系、品种间的遗传差异（施立明　1990；葛颂等　1994；Hamrick

---

本章作者：葛颂

1989)。其次，遗传多样性的表现是多层次的，可以表现在外部形态上，如豌豆的花色、果蝇的翅型；表现在生理代谢上，如植物光合作用的强弱、酶活性的高低等；也可表现在染色体、DNA 分子等水平上（Merrell 1981；Stebbins 1950）。此外，遗传多样性是指种内可遗传的变异。因此，那些由于发育或环境引起的变化应排除在遗传多样性范围之外。例如，青蛙等无尾目两栖类动物在幼年时有发达的长尾，而成体则无尾；水毛茛等一些水生植物在水中的沉水叶与水面上的浮水叶具有完全不同的形态；许多高等真菌都有季相的变化等等。这类由发育或环境可塑性引起的差异都是不可遗传的（Grant 1991；Merrell 1981）。

2.2 遗传多样性的起源

遗传是一个保守的过程。没有遗传，不可能保持性状和物种的相对稳定性，变异不可能得到积累，生物也就不可能进化，不可能产生多样性。但是，遗传性又是一个相对的过程，绝非一成不变的，否则，仅凭遗传带来的简单重复，不可能产生新的性状，生物也失去了进化的素材。在 DNA 核苷酸顺序中记录的遗传信息作为一种规律忠实地进行复制，故每次复制形成的两个 DNA 分子彼此相同，与其亲本也完全一致。但 DNA 分子在复制过程中偶尔也会发生“错误”，导致子细胞或后代在 DNA 的顺序或数量上不同于母细胞或亲本。遗传多样性的根本来源可以归因于这种偶尔发生的错误，即遗传物质的改变——突变（mutation）（Ayala 等 1984）。正如 Solbrig（1992）所说：突变是“创造”遗传多样性的过程，也是创造生命的过程。突变可以分为两大类，即引起染色体数目和结构的改变（染色体畸变）以及引起基因位点内部核苷酸的改变（基因突变）。后者又称为点突变，也就是传统意义上的突变。由于生物在有性生殖过程中基因型不相同的亲本基因组之间会进行新的组合而在子代基因组中形成新的基因型，故重组（recombination）是产生遗传变异的另一个重要因素（Ayala 等 1984；Grant 1991；Stebbins 1950）。

2.2.1 染色体畸变

由于染色体是遗传物质的载体，是基因的携带者，所以染色体数目和结构的改变会引起遗传信息的改变。

各种生物的染色体数目都是相对恒定的，都含有一套以上的基本的染色体组（genome）。构成染色体组的若干个染色体在形态和功能上各别，但又互相协调，共同控制生物的生长和发育。然而，染色体数目的恒定是相对的，在不同的物种甚至种内都会出现染色体数目的变异，这在植物类群中表现得尤为突出，如在十字花科的草甸碎米荠（*Cardamine pratensis*）种内就已发现了多达 54 种染色体数目（葛颂等 1994）。当以染色体组含有的染色体数目为基准，可将染色体数目变异简单地分为下列两类：①整倍性变异：染色体数目的变化以染色体组为单位而增减，通常将超过两个染色体组的称为多倍体；②非整倍性变异：细胞核内染色体数目不是染色体组的完整倍数，而是在二倍体染色体数目的基础上增减个别几条染色体，包括单体、缺体等不同情况。

染色体结构的改变往往起因于染色体或染色单体的断裂。根据这种断裂的数目和位置、断裂端是否连接以及连接的方式，可有各种染色体结构变异类型，主要有下列 4 种：①缺失（deletion）：染色体丢失了片段；②重复（duplication）：染色体增加了片段；③倒位

（inversion）：染色体某一片段作 180°的颠倒；④易位（translocation）：非同源染色体间相互交换染色体片段。

染色体畸变是遗传变异的重要来源，这已被对大量经典材料的研究所证实，如对果蝇属（*Drosophila*）（Ayala　1984）、芍药属（*Paeonia*）（Stebbins　1950）等的研究。许多物种，尤其是存在大量杂交、多倍化、单性生殖和营养繁殖的植物类群，染色体畸变十分常见（葛颂等　1994）。关于染色体畸变的原因、机理及其遗传效应可参阅有关的教科书和专著（刘祖洞　1991；Ayala 等　1984；Merrell　1981）。

2.2.2　基因突变

基因突变在生物界很普遍，如大肠杆菌对链霉素的抗性、黑腹果蝇的白眼性状、小鼠的棕色毛皮、玉米的紫色种子、水稻的矮生型、人类的视网膜瘤和血友病 A 等等（Ayala 等　1984）。根据突变的分子基础，可将基因突变分为下列两种方式：①碱基替换（base substitution）：一个碱基对被另一碱基对代替；②移码突变（frameshift mutation）：一个或几个碱基对的增加或减少。

碱基替换包括一种嘌呤为另一种嘌呤或一种嘧啶为另一种嘧啶所替换（AT→GC，GC→AT，TA→CG 和 CG→TA）的转换（transition）和嘌呤为嘧啶或嘧啶为嘌呤所取代（AT→CG，AT→TA 等）的颠换（transversion）。结构基因核苷酸顺序的碱基替换对该基因所编码多肽中氨基酸顺序的影响不同，可以是同义的，可以是错义的，也可以是无义的。同义突变改变了密码子中的碱基对，但仍编码相同的氨基酸，如三联体 CAU 和 CAC 均编码组氨酸，当 DNA 中一个碱基对替换，使 mRNA 密码子由 CAU 变为 CAC 时，多肽链中的氨基酸顺序不会发生变化。错义突变则是发生碱基对替换后，使 mRNA 某一密码子改变，从而编码出不同的氨基酸。无义突变则是 mRNA 上的密码子突变后成为 3 种无义密码子（UAG，UAA 或 UGA）之一，使肽链的延长停止从而产生没有活性的多肽片段。有证据表明，由碱基替换引起的自发突变不到 20%，大部分是长度不等的移码突变（Ayala 等　1984）。

当出现移码突变时，由于遗传密码是以 3 个核苷酸为一组连续排列的，故在缺失或插入核苷酸以后的密码都成为错误密码（除非正好插入或缺失 3 个核苷酸对），都将转译为不正常的氨基酸，甚至提前终止。所以，移码突变常造成蛋白质的氨基酸顺序发生很大变化。

虽然在自然界正常的生物条件和环境中，每个基因位点上的自发突变率很低，但由于一个物种拥有许多个体，每一个体又具有许多基因位点，故新的基因突变能在自然界不断地出现。例如，以人有 10 万个基因，每代每个基因的平均突变率是 10^{-5}来推算，每个人将产生父母所没有的突变为 $2\times105^{5}\times10^{-5}=2$ 个。如果每个人平均携带 2 个新突变，按全世界 50 亿人计，在目前人类群体中新产生的突变数目就高达 80 亿（8×10^{9}）。当以整个物种为单位时，即使在单个基因位点上，每代也会发生许多新突变，如人的每一基因位点上每代能产生 1 万个新突变（5×10^{9} 个体×2 基因/位点×10^{-5}突变率/基因）。所以，由突变过程而产生的新的遗传变异的潜力是巨大的。

2.2.3　重组

重组即通过有性过程将群体中不同个体具有的变异进行重新组合，形成新的变异。在有性生殖的生物中，由不同合子发育成的个体不可能有相同的基因型，其根本原因就在于重组。细胞减数分裂时非同源染色体的独立分配和自由组合是一种基本的重组过程。例如，水稻有

24 条染色体（n=12），其非同源染色体分离时的可能组合就有 $2^{12}=4096$ 种。此外，同源染色体内 DNA 顺序（基因）间的交换也是遗传重组的重要部分。例如，以两个基因位点来考虑，某群体中的个体分别在不同位点（A 和 B）上各发生一次突变，形成了 AaBB 和 AABb 两类个体，如果这两类个体间发生重组，则能形成 9 种基因型（AABB，AABb，AAbb，AaBB，AaBb，Aabb，aaBB，aaBb，aabb），且大多数是新组合出来的基因型。重组产生基因型的数目（g）可表示为：$g=[r(r+1)/2]^n$。即重组基因型与组成该基因型独立基因位点的数目（n）和每个位点上等位基因的数目（r）有关，尤其是每个位点等位基因的数目。引起 DNA 分子间重组的机制可分为下列 3 类（Ayala 等 1984）：①一般（general）重组：发生在同源 DNA 分子之间；②位点专一（site-specific）重组：发生在顺序极少同源的 DNA 分子间；③异常（illegitimate）重组：发生在顺序不同源的 DNA 分子间。

对异体受精的生物来说，绝大部分的基因型变异是多代以来存在于群体内基因的相互分离和重组合的结果（Stebbins 1950）。例如，当我们将自花授粉植物的单株后代种在一致条件下时，子代是非常一致的。但同样处理异花授粉植物，其后代的变异就大得多。由于重组过程不仅能产生大量的新变异，而且产生变异的速度要比突变更快。所以，天然群体中变异性的直接来源不是突变而是重组（Grant 1991）。此外，基因流（gene flow）、杂交（hybridization）、选择（selection）和遗传漂变（genetic drift）等会造成群体之间出现各种不同形式的分化和隔离，也是产生种内遗传变异的因素，形成种内不同的遗传变异分布式样，即特定的群体遗传结构（葛颂等 1994；Grant 1991；Hamrick 1989）。

2.3 遗传多样性的表现层次和检测方法

2.3.1 表现层次

由于遗传信息储存在染色体和细胞器基因组的 DNA 序列中，故严格地说来，遗传多样性都起因于 DNA 分子水平，但这并不意味着遗传多样性只表现在 DNA 分子水平。遗传学中心法则为：

$$DNA \xrightarrow{\text{转录}} mRNA \xrightarrow{\text{转译}} \text{蛋白质（酶）} \longrightarrow \text{细胞（组织）} \longrightarrow \text{器官（个体）}$$

遗传信息通过转录和转译过程决定了多肽链中的氨基酸顺序。由多肽链构成的蛋白质进一步形成细胞和组织，或在生物体内执行不同的功能，引起一系列错综复杂的代谢变化，最后表现出各种各样的形态特征和生理性状。由于大部分分子水平的变异会通过上述过程影响到转译后的各个层次或水平上，故遗传多样性同样可以在细胞、器官、生理代谢以及形态学水平上表现出来。

形态学水平上的变异是最易观察和引起人们注意的一种表型变异。例如，人类群体在脸部特征、皮肤色素、身体外形、身高、体重等方面都表现出差异。形态学变异也是最早被科学家们进行研究以及被人类加以利用的多样性。例如，亚洲瓢虫（*Harmonia axyridis*）鞘翅变异就是很典型的例子。该种出现在西伯利亚、中国、朝鲜和日本，鞘翅几乎全黑的表型在西伯利亚中西部占优势，若往东则黄底黑斑的表型频率逐渐增加，而在远东地区则发现大量的黑底红斑个体。此外对蜗牛、蝴蝶、蝗虫和鸟类等类群的类似研究也很多（Ayala 等 1984；

Merrell　1981）。动植物分类学上亚种、变种、变型、地理宗、生态型等的确立，在农业上家养动物和农作物品种、品系或类型的划分，基本上是建立在形态学水平上（Merrell　1981；Stebbins　1950）。尽管直到本世纪初，科学家们才基本认识到了形态学性状变异的遗传基础，但形态学变异能够反映遗传多样性这一点早就为人们所发现和利用。

生物类群在生理、代谢产物、习性甚至本能方面也广泛存在着变异。如同一种鸟所筑的巢很不相同；同是家猫，有的喜欢捕鼷鼠，有的甚至爱捕别的小动物。对人类和家养动物蛋白质主要来源的种子蛋白的研究表明，植物类群中存在着极为丰富的种子蛋白多样性（王洪新等　1996）。此外，许多植物在 CO_2 交换速率、对光周期的反应、抗寒和抗虫性以及生长速率等方面均存在着种内的遗传差异。如在欧亚广泛分布的用材树种欧洲赤松（*Pinus sylvestris*）中，其最速生和最慢生的变种之间生长速度相差 4 倍；在瑞典中部栽植时，有些变种 100%成活，而另一些变种 100%冻死（Wright　1976）。

由此可见，遗传多样性起源于 DNA 分子水平，但可以表现在遗传信息转录后的各个层次上。

2.3.2　检测方法

人们对遗传多样性的检测最初是从形态学开始的。随着染色体的发现及其结构和功能的澄清，人们又把研究的重点转向染色体上（Merrell　1981；Stebbins　1950）。本世纪 60 年代，酶电泳技术以及特异性组织化学染色法应用于群体遗传和进化研究，使科学家们从分子水平来客观地揭示遗传多样性成为可能，并极大地推动了该领域的发展（Hubby 等　1966；Ayala 等　1984）。进入 80 年代，分子生物学和分子克隆技术的发展带来了一系列更为直接的检测遗传多样性的方法，即直接测定遗传物质本身——DNA 序列的变异（Hillis 等　1990；Avise　1994）。

从不同水平上检测遗传多样性的各种方法在灵敏度、可行性以及检测目的等方面差别很大，目前检测遗传多样性的常用手段基本上是以形态学性状为主的表型分析和分子水平的检测。

在表型水平上研究遗传变异可大致分成下列几个步骤：选取性状→确定性状变异的遗传基础→遗传变异的度量和分析。性状选取是在表型水平上研究遗传变异性的第一步，因为任何生物体都存在成千上万甚至无数的表型性状，故要对所有的性状都进行深入研究是不可能的。人们研究目的不同，性状选取的标准也不尽相同。如果研究生物适应和进化的机制，就要选取尽可能多的性状，尤其要重视那些具有较大进化意义的性状，如生活史性状（出生、死亡等）。而针对那些具有重要经济价值的动植物类群来说，人们更关心的是与国民经济密切相关的经济性状，如猪的产仔数、牛的产乳量、作物的产量及抗性等等。

研究性状确定之后，接下来的关键是采用科学有效的方法来确定性状变异的遗传基础。由于表型变异受环境和遗传的共同作用，表型和基因型之间存在着基因表达、调控、个体发育等一系列复杂的中间环节，如何根据表型性状上的差异来反映基因型上的不同就成为检测遗传变异的关键。实际上，几乎所有的理论和方法都是针对在表型水平上研究遗传变异这一点展开的。对于表型性状来说，通常可分为受单（主）基因决定的质量性状和受微效多基因控制的数量性状（刘祖洞　1991；Ayala 等　1984）。对这两类不同性状的研究方法各不相同。对质量性状的分析相对较为简单，可采用类似孟德尔豌豆杂交试验的经典方法（刘祖洞　1991）。但在生物群体中，大多数与生物适应和进化有关的性状以及人类所关心的动植物经济

性状多是一些数量性状，对于这些性状必须采用特定的试验方法进行分析，以确定性状变异中遗传所决定的比重，包括简单的移栽试验、人工杂交和子代测定等（葛颂等 1995；Turesson 1922；Clausen 1951），以及较为复杂的田间区组、正交设计以及配合力分析等数据统计和数量遗传学方法（Falconer 1981）。

然而，利用形态学性状研究遗传多样性存在着致命的缺点，就是通过对表型性状的研究，不管是对形态性状还是生理生化特性或对各种代谢产物进行研究，我们所能准确分析的基因位点都太少，因而不能客观地估计遗传变异性。首先，当采用符合孟德尔遗传的质量（单基因）性状为遗传标记时，尽管通过遗传分析可以确定编码这些性状的基因位点，但这类简单遗传的性状在生物类群的众多性状中所占比例很小，反映的基因位点太少。即使能分析一大批此类单基因位点，但由于这种方法所能知道的基因都是可变的（有两个以上的等位基因，否则我们检测不出来），因此仍不能作为整个基因组的代表，从而不能客观地反映遗传变异水平。对能充分反映基因组、受多基因编码的数量性状来说，我们目前也只能大致估算“有效因子”的数目（Falconer 1981），且同样存在着与单基因性状检测类似的问题。正因如此，生物学家们一直都在为寻找检测遗传变异的有效方法而进行着不懈的努力（Ayala 等 1984）。

本世纪中期，分子遗传学和生化技术的迅速发展，为遗传多样性的检测带来了新的希望。Hubby 等（1966）、Johnson 等（1966）和 Harris（1966）几乎同时采用凝胶电泳技术分别对果蝇天然群体和人类群体的遗传多样性进行了定量的估测，使人们第一次在分子水平上证实生物群体中确实存在着大量的遗传变异性。随后的一二十年时间里，来自大量生物类群的酶电泳研究又为遗传多样性的检测积累了十分丰富的资料（葛颂等 1994）。与此同时，分子生物学和分子克隆技术的发展又带来了一系列更为灵敏和有效的遗传多样性检测方法（葛颂等 1994；Avise 1994），从技术上达到了可以对生物基因组中的任何片段进行分析。因此，分子水平上的遗传标记可以说是无限的。

目前，在分子水平上检测遗传多样性的方法很多，包括等位酶（allozyme）分析、限制性片段长度多态性（RFLP）分析、随机扩增多态 DNA（RAPD）分析和 DNA 序列分析等（葛颂等 1994；Avise 1994；Gottlieb 1981）。由于生物类群的基因组十分庞大，如人类基因组的单倍体组由大概 3×10^9 个核苷酸对组成，故迄今不管是采用上述何种分子手段，都只能检测基因组中一部分序列的变异。等位酶分析所检测的基因位点都是编码酶蛋白的结构基因位点，RFLP 和 RAPD 分别检测限制性酶切片段位点和随机引物的结合位点，但这些位点可以覆盖整个基因组。序列分析是检测 DNA 序列变异最根本及最准确的方法，但目前在群体遗传和进化生物学的研究中，基本上是针对基因组中某些片段进行的，如生物核基因组中的核糖体 DNA（rDNA）片段、动物线粒体 DNA（mtDNA）和植物叶绿体 DNA（cpDNA）中的特定片段等（Hillis 等 1990；Avise 1994）。就目前的技术条件而言，除对一些模式生物外，进行 DNA 全序列分析还有困难，尤其在对大量个体（样本）的遗传多样性检测方面，全序列分析在可预见的将来都是不现实的（Avise 1994）。而用部分片段的序列分析结果进行遗传多样性研究应谨慎，这涉及到这些片段的取样及在基因组中的代表性等问题。

2.4 研究遗传多样性的意义

2.4.1 有助于进一步探讨生物进化的历史和适应潜力

达尔文在《物种起源》第 4 章中说道：来自一个物种的后代在结构、组成和生境上越是多样化，就越能够占领更广阔更多样的空间，其个体数目也就越多（Bradshaw 1984）。一个物种的遗传多样性水平高低和其群体遗传结构是长期进化的结果，它还将影响其未来的生存和发展。大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）是国内外瞩目的我国特有珍稀物种，由于其数量稀少、分布区狭窄而相互隔离、食物单调及生殖力低下等原因，正面临灭绝的境地。初步的野外调查以及种群生态学研究表明，大熊猫群体被隔离为 30 多个小群体，每个群体不到 50 头，甚至少于 10 头，因此推测这种相互隔离的小群体将进一步导致遗传漂变、近交等对大熊猫十分不利的后果。有证据表明，有些分布区的大熊猫群体太小，近交率很高，遗传多样性以每代 7.14%的速度减少（施立明等 1993）。宿兵等（1994）根据 36 种血液同工酶及蛋白质的电泳检测发现，来自 8 个山系及其配种后代的 12 只大熊猫，在检测的 40 个遗传位点上，39 个位点均表现为单态（只有一个等位基因），只有一个位点有两个等位基因（多态），遗传多样性水平极低，而同样实验条件下的 17 只亚洲黑熊（*Selenarctos thibetanus*）却表现出丰富的多态性。因此，他们推测，在晚更新世气候剧变而导致动物大量死亡以至灭绝时期，大熊猫可能仅有少数个体幸免于难，这种瓶颈效应的打击加上随后不可避免的近亲繁殖造成了遗传多样性的贫乏（宿兵等 1994）。

许多物种独特的群体遗传结构反映了进化历史上的一些特殊事件。例如，松属（*Pinus*）是典型的风媒异花授粉的裸子植物，该属中大多数成员都有很高的遗传多样性，而且大部分变异存在于群体之内，群体间差异很小（Hamrick 等 1990；El-Kassaby 1991）。脂松（*P. resinosa*）和陶松（*P. torreyana*）则是该属中两个特殊的物种。前者广布于美国中部、东北部和加拿大东南部，酶位点的检测发现，其群体内遗传变异水平极低，而群体间未发现任何差异（Fowler 等 1977）。许多证据表明，脂松曾有广泛的分布，但在更新世冰川作用的影响下被赶到了美国东南部。在此过程中，该种经历了严重的“瓶颈效应”，尽管现今的分布区仍比较大，但却是由存在于美国东南部遗传上单一的残遗群体重建的，因此遗传多样性极低（Fowler 等 1977；Mosseler 等 1991）。陶松的进化历史与脂松极为相似，同样是冰川作用导致群体急剧缩小，遗传多样性迅速丧失，导致该种在形态学、等位酶以及 DNA 水平上的多样性都极低（Ledig 等 1983；Waters 等 1991），所不同的是该种在冰川退去后未能再扩大其分布区，现存仅有两个相距约 280 公里的群体，个体数不足 1 万株（Ledig 等 1983；Waters 等 1991）。最近，通过 25 个位点的酶电泳检测（葛颂等 1996，1997）和 21 个引物的 RAPD 分析（汪小全等 1996），我们对中国特有的单型属银杉（*Cathaya argyrophylla*）进行了遗传多样性的研究，结果发现这一孤立分布在湖南、广西、四川等地的孑遗物种具有很低的遗传多样性，但群体间的遗传分化非常大，即使在湖南八面山这一局部地区，相距仅几公里的小群体间就出现了明显的遗传差异（葛颂等 1996，1997），说明这些银杉群体在历史上发生了严重的瓶颈效应，也表明了银杉的古老性和残遗性。

2.4.2 有助于推动保护生物学研究

生物多样性保护的关键之一是保护物种，更具体地说就是保护物种的遗传多样性或进化潜力。种内遗传多样性或变异性愈丰富，物种对环境变化的适应能力愈大，其进化的潜力也就愈大，有助于保护物种和整个生态系统的多样性，或可以减慢由于适应和进化所导致的灭绝过程（施立明 1990）。只有掌握物种多样性水平高低及其群体的遗传结构，才能制定有效的保护策略和措施。否则，任何物种水平上的保护生物学活动都可能成效不大。例如，在实际取样时，对于一个基因流比较小、群体间变异量占 60%的物种，至少要取样 6 个群体才能保存其 95%的遗传多样性；而对群体间变异量占 20%的物种，要达到同样的效果则只需从两个群体取样（Hamrick 等 1990）。显然，对一个遗传变异主要存在于群体之内的物种（如大多数风媒异花授粉的裸子植物）和一个遗传变异主要分布于群体之间的物种（如许多自花授粉的一年生草本植物）应具有完全不同的取样和保护方针。在濒危物种，特别是高度特化的单型种的研究和保护中，我们必须充分重视物种的遗传多样性和群体遗传结构（Falk 等 1991）。例如，现饲养于北美的斯氏瞪羚（*Gazella spekei*）是在由本世纪 60 年代末从非洲引进的一雄三雌 4 个体的基础上繁殖扩大的，由于制订了一套以遗传管理为指导的繁育计划，从而在最大程度地保持遗传多样性的同时，使其逐步适应近亲繁殖，避免近交衰退，结果斯氏瞪羚无论在数量上还是在体质上均有很大的提高（宿兵等 1994）。

在牲畜和农作物的遗传育种和品种改良中，遗传多样性的研究对资源的开发利用具有重要的指导作用。中国农业科学院畜牧研究所根据对中国 20 个主要黄牛（*Bos taurus*）品种约 6 种血液蛋白位点、26 个等位基因以及 Y 染色体形态的研究，并结合体型、毛色等表型特征得出结论，认为中国黄牛可以分为两大系统、三大类群，即北部的蒙古牛系，中部的南方型牛和西藏高原的小型牛；中原地区的黄牛变异性较高，北方型牛中的延边牛、复洲牛，南方牛中的温岭高峰牛，中原地区的鲁南牛、秦川牛、南阳牛以及西藏黄牛都是重点保护的对象（施立明等 1993）。Ashri（1971）对世界范围采集的红花种质资源进行鉴定，发现来自埃及和伊朗等地区的样品中抗病品系最多。Allard 等（1971）对大麦同工酶多态性的研究证实，来自中南亚的样品遗传变异性最高。农作物遗传多样性研究中的类似的例子还有很多（Brown 1978）。这些群体遗传变异式样的研究对确定什么地区是进一步研究、保护和利用的重点提供了极有价值的资料。

2.4.3 有助于生物资源的保存和利用

自从人类诞生以来，动植物的遗传多样性就被人类有意无意地加以利用，也因此才有当今数以万计的家养动物和栽培植物地方品种和品系。以世界第一粮食作物——水稻为例，仅中国的地方品种就有近万个（施立明等 1993），这是因为我国存在着复杂的地势、土壤和气候条件，加上多民族各种各样的耕作制度，因而产生了众多适应不同地区栽培需要的地方品种（类型）。据初步统计，在我国农业生产中起重要作用的大豆品种达 907 个，小麦品种达 600 多个（施立明等 1993），一些重要的园林花卉植物的品种也十分丰富，如菊花有上千个品种，牡丹有 500 多个品种。我国家畜的地方品种也多达 200 余种（施立明 1990），这些地方品种或品系往往具有各自独特的遗传基础和特性。例如，在猪的 100 多个地方品种中，包括了多产性的太湖猪、金华猪，耐湿热的滇南小耳猪，耐寒冷和粗放饲料的藏猪等等，这些品种都具有十分重要的经济价值（施立明等 1993）。

此外，家养动物和栽培植物的祖型或野生近缘种中存在着十分丰富的遗传多样性。目前在生产实践中普遍存在人工繁殖或栽培群体经济性状衰退，这和其遗传多样性的降低有密切关系（施立明等　1993）。在鱼类的人工繁殖过程中，已发现稀有基因丢失和等位基因频率的改变导致鱼类适应性、生长性能和繁殖能力下降。在农业生产中，过于强调高产品种的推广和外来品种的引进，已导致不少地方品种和类型被丢失，如在我国小麦生产上起重要作用的品种已从 50 年代的 623 个减少到了 80 年代的 472 个，我国优良的九斤黄鸡、定县猪已经灭绝（施立明等　1993）。在许多栽培作物从野生状况被引种驯化为栽培品种的过程中，群体内和群体间的遗传多样性明显下降，对病虫害等不利环境的抗性逐步减弱，如大麦、西红柿等（Brown　1983）。正如许多农学家所指出的，驯化物种遗传多样性的丧失比野生物种的丧失对人类幸福的威胁更大（施立明等　1993）。因此，研究和利用栽培植物和驯养动物野生近缘种所含有的遗传变异，尤其是那些与产量、质量、抗性等性状相关的遗传变异是这些动植物遗传改良成功的关键。例如，美国曾在 50 年代发现栽培大豆中出现一种使大豆正常生长受阻、植株矮缩、叶片黄化、荚子粒少、严重时使根系腐烂以致全株死亡的大豆孢囊线虫病（*Heterodera glycines*），使美国的大豆产量大幅度下降。后来美国利用从中国引进的野生小黑豆作为亲本进行杂交育种，培育出了一批抗病的品种，挽救了美国的大豆生产，使美国成为最大的大豆出口国。又如，在对我国野生稻的研究中发现，在一些病虫害严重的栽培稻稻田附近，存在着不受病虫害侵袭的野生稻群体；一些不同来源地的野生稻类型或同一栖息地不同类型的普通野生稻对瘟病和白叶枯病的抗性有比较大的差异（施立明等　1993）。这些多样性为选择抗病育种的抗源材料提供了机会和可能性。

目前遗传多样性的检测已经从检测染色体、研究形态性状的变异、酶电泳揭示分子水平的多样性，发展到 DNA 序列测定。研究遗传多样性，将能探明生物进化的历史，将有助于资源开发、物质保护及种资源保护。

第 3 章　物种多样性

人类的生存与发展依赖于自然界各种各样的生物。自然界植物、动物、微生物物种以及所有的生态系统及其紧密相关的生态过程组成了生物多样性的基本内容（马克平　1993）。而物种多样性则是生物多样性研究的核心内容。本章将探讨物种多样性的概念，并从物种数目、物种多样性特丰富国家、全球物种多样性的热点地区等方面着手，介绍全球的物种多样性概况，并探讨物种多样性的时空格局及其形成机制。

3.1　物种多样性的概念

物种多样性（species diversity）是生物多样性在物种水平上的表现形式。物种多样性有两方面的含义，一是指一定区域内物种的总和，主要是从分类学、系统学和生物地理学角度对一个区域内物种的状况进行研究，可称为区域物种多样性；二是指生态学方面的物种分布的均匀程度，常常是从群落组织水平上进行研究，有时称生态多样性（ecological diversity）（Magurran　1988）或群落物种多样性。这两种含义的区别主要在于研究的层次和尺度的不同。前一种含义主要是通过区域调查（regional surveys）进行研究，后一种含义主要是通过样方或点样（point samples）在群落水平上进行研究。

针对这两个含义，物种多样性的测度方法也是不同的。群落物种多样性的测度在统计理论、概率论、信息论等方面有多种测度方法，称群落多样性指数（马克平　1994；Magurran Fiedler 和 Jain　1992；Frankel 等　1995，1988）。区域物种多样性的测度常用的主要有以下方法：①物种丰富度（species richness）：指一个区域内所有物种数目或某特定类群的物种数目（Franket 等　1995）；②单位面积物种数目或物种密度（species density）（Cowling，Hilton-Taylor　1994）：有时从物种—面积关系考虑把物种数目和区域面积取对数求比值；③特有物种比例（endemic species ratio）：指在一定区域内该区域特有物种与该区域物种总数的比值（Cowling，Hilton-Taylor　1994）。本文主要是从物种多样性的前一种含义，即区域物种多样性方面进行讨论。

3.2　全球物种多样性概况

3.2.1　物种数目

全世界大约有 1 300 万至 1 400 万个物种，但科学描述过的仅约有 175 万种（表 3-1）

本章作者：贺金生，马克平

（Heywood 等　1995）。实际上，科学描述过的物种和被认为是有效的物种的准确数目对大多数类群来说是不清楚的（May　1992）。对高等植物和脊椎动物的了解相对比较清楚，对其他类群如昆虫、低等无脊椎动物、真菌等，还不很了解，如到 1991 年已记录的细菌有 3 058 种，但仍然有很大一部分细菌没有被记录（WCMC　1992）。即使已经记录的物种，不同的分类学家依据的标准也不完全相同，因此仍然有“好种”和“坏种”之分。即使这样，每年仍然有大量的物种被发现。哺乳动物是人们研究较深入的类群，但 1992 年 5 月在越南的原始森林中仍然发现了一个新属 *Pseudoryx*。几乎是在同一时间，在纳米比亚的热带雨林中也发现一个森林建群种是一个新属 *Exarata*（紫葳科）（Raven　1993）。

分类学家发现，从长度为 10m 到长度为 1cm 的动物，长度每减少 10 倍，物种数目将增加 100 倍（May　1992）。如此看来，对昆虫、低等无脊椎动物等的了解还远远不够。

表 3-1　全球主要类群的物种数目（Heywood 等　1995）

类群	已描述的物种数目（万种）	估计可能存在的物种数目（万种）
病毒	0.4	40
细菌	0.4	100
真菌	7.2	150
原生动物	4.0	20
藻类	4.0	40
高等植物	27.0	32
线虫	2.5	40
甲壳动物	4.0	15
蜘蛛类	7.5	75
昆虫	95.0	800
软体动物	7.0	20
脊椎动物	4.5	5
其他	11.5	25
总计	175.0	1362

3.2.2　物种多样性特丰富国家

物种并不是均匀地分布于全世界 168 个国家，位于或部分位于热带、亚热带地区的少数国家拥有全世界最高比例的物种多样性（包括海洋、淡水和陆地中的生物多样性），称为生物多样性特丰富国家（megadiversity country）。包括巴西、哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁、墨西哥、扎伊尔、马达加斯加、澳大利亚、中国、印度、印度尼西亚、马来西亚在内的 12 个生物多样性特丰富国家拥有全世界 60%～70%甚至更高的生物多样性（McNeely 等　1990）。

从表 3-2 可以看出，各类群种数最多的前 10 个国家对该类群的生存起着关键性的作用，在全球生物多样性保护中也有着重要的战略意义。

表 3-2　重要生物类群物种数目最多的前 10 个国家（McNeely 等　1990）

名次	哺乳类（种）	鸟类（种）	两栖类（种）	爬行类（种）	种子植物（种）
1	印度尼西亚 515	哥伦比亚 1 721	巴西 516	墨西哥 717	巴西 55 000
2	墨西哥 449	秘鲁 1 701	哥伦比亚 407	澳大利亚 686	哥伦比亚 45 000
3	巴西 428	巴西 1 622	厄瓜多尔 358	印度尼西亚 600	中国 27 000
4	扎伊尔 409	印度尼西亚 1 519	墨西哥 282	巴西 467	墨西哥 25 000

续上表

名次	哺乳类（种）	鸟类（种）	两栖类（种）	爬行类（种）	种子植物（种）
5	中国 394	厄瓜多尔 1 447	印度尼西亚 270	印度 453	澳大利亚 23 000
6	秘鲁 361	委内瑞拉 1 275	中国 265	哥伦比亚 383	南非 21 000
7	哥伦比亚 359	玻利维亚 1 250	秘鲁 251	厄瓜多尔 345	印度尼西亚 20 000
8	印度 350	印度 1 200	扎伊尔 216	秘鲁 297	委内瑞拉 20 000
9	乌干达 311	马来西亚 1 200	美国 205	马来西亚 294	秘鲁 20 000
10	坦桑尼亚 310	中国 1 195	委内瑞拉/澳大利亚 197	泰国/巴布亚新几内亚 282	前苏联 20 000

3.2.3 全球物种多样性的热点地区

一个地区物种多样性的高低不仅取决于该区域物种数目的多少，还在于该地区物种的特有性程度的高低。Myers 依据极高的特有性水平、严重受威胁的程度这两个标准，在全球范围内划分出了 18 个生物多样性的热点地区（Hot-Spots' area），见表 3-3。

表 3-3 18 个生物多样性的热点地区及特有物种数目

地 区	高等植物（种）	哺乳动物（种）	爬行类（种）	两栖类（种）
马达加斯加	4 900	86	234	142
新喀里多尼亚	1 400	2	21	0
巴西大西洋沿岸	5 000	40	92	168
菲律宾	3 700	98	120	41
东喜马拉雅	3 500		20	25
西亚马孙高地	5 000			
哥伦比亚乔省	2 500	8	137	111
厄瓜多尔西部	2 500	9		
马来西亚半岛	2 400	4	25	7
缅甸北部	3 500	42	69	47
象牙海岸	200	3		2
坦桑尼亚	535	20		49
印度加茨西部	1 600	7	91	84
斯里兰卡西南部	500	4		
南非开普敦地区	6 300	15	43	23
澳大利亚西南部	2 830	10	25	22
加利福尼亚植物区系省	2 140	15	15	16
智利中部	1 450			

注：根据 Myers（1988 1990），WCMC（1992）。

这 18 个地区属于热带的有 14 个，属于地中海类型的有 4 个。它们虽然仅有地球表面积的 0.5%，却拥有全球 20%的植物物种，拥有 50 000 个特有植物物种。

3.2.4　全球物种特有性格局

当物种自然分布范围有一定的限制时，称为特有现象或特有性（endemism）。如大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）自然分布仅局限于中国的川、甘、陕毗邻地区，因此它是中国特有属和特有种。特有现象是对世界广泛分布现象而言的，一切不属于世界性分布的属或种，都可以称之为分布区内的特有属或特有种。

不同地区的动、植物区系中，特有性的程度也因不同地区的历史和自然条件等的差异而有较大的不同。Myers 所划分的 18 个物种多样性热点地区，同时也是植物及其他类群特有性较高的地区（WCMC　1992）。如新喀里多尼亚，有特有植物 1 400 种，占该地区植物种类的 89%，哺乳类有特有种 2 个，爬行类特有种 21 个；马达加斯加，有特有植物 4 900 种，占该地区植物种类的 82%，哺乳类有特有种 86 个，爬行类特有种 234 个，两栖类有特有种 142 个。

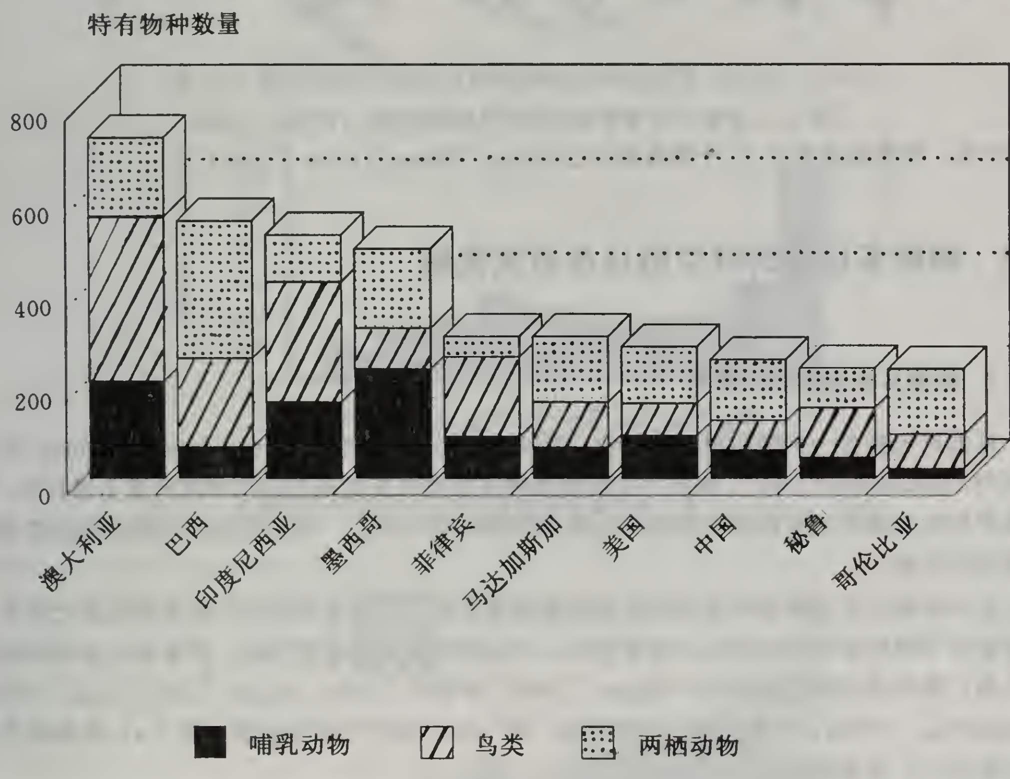


图 3-1　全球 10 个高等脊椎动物特有性最高的国家（WCMC　1992）

研究表明，至少在高等脊椎动物中，一个国家拥有一个类群的特有性较高，则拥有其他类群的特有性也往往较高。一个国家的哺乳类和鸟类、哺乳类和爬行类的特有性程度在统计上往往是非常相关的（Bibby 等　1992；WCMC　1992）。然而，也有一些例外。从图 3-1、图 3-2 可以看出，尽管一些国家同时拥有较高的植物、脊椎动物特有性，但有些类群之间不相关，如哥伦比亚虽然两栖类特有性较高，但哺乳动物特有性却不高。南非开普敦地区特有植物达

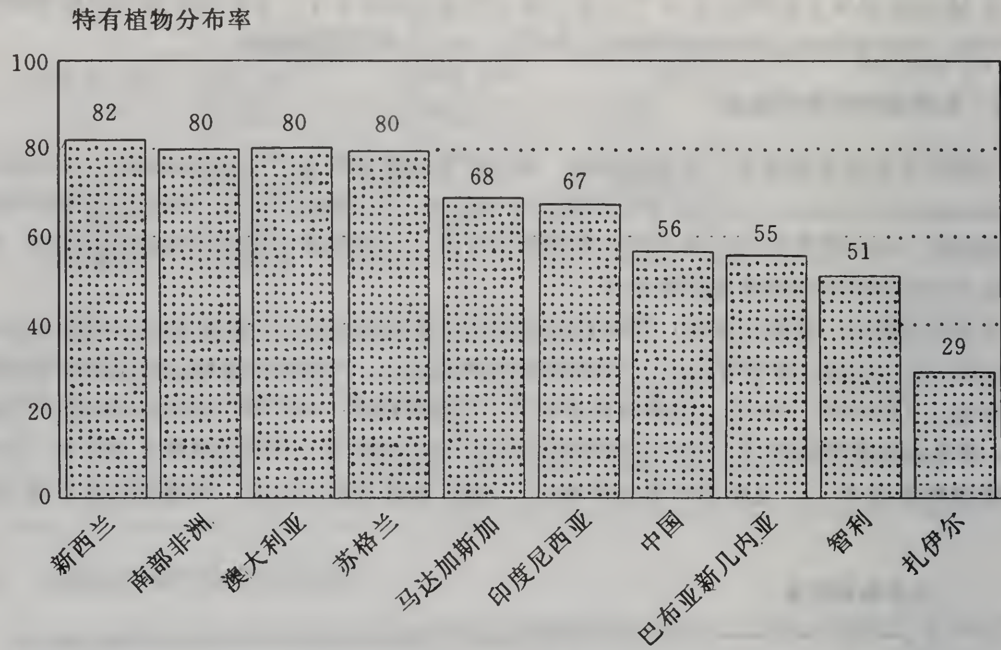


图 3-2 全球 10 个维管植物特有性最高的国家（WCMC 1992）

6 300 种，但哺乳类仅有 15 个特有种（Cowling，Hilton-Taylor 1994）。

3.3 物种多样性的时空格局及形成机制

3.3.1 物种多样性的时间格局

这里首先要有一个时间尺度的概念。可以把时间分为进化时间（evolutionary time）和演替时间（successional time）。地质历史时期物种多样性的变化是在进化时间尺度上进行的，原生演替和次生演替中物种多样性的变化是在演替时间尺度上。本文讨论的时间格局主要是在进化时间尺度上。

有关地质历史时期物种多样性的资料都是通过化石记录得到的。尽管由于化石记录的不完整使有关物种多样性的结论一直有争议，但总的轮廓是普遍接受的，那就是从大的时间尺度上看，物种多样性是增加的（Signor 1990；李中明 1994；Knoll 1984；Raup 1992；Rosenzweig 1995），不管是陆生脊椎动物（图 3-3）、海洋无脊椎动物（图 3-4）还是陆生植物（图 3-5），都是如此。

虽然物种多样性总趋势是增加的，但某些类群在某一时期有显著的下降。从图 3-3、图 3-5 还可以看出，植物多样性比陆生脊椎动物还稳定地增加。但有研究表明，在过去的 3 亿年内，植物物种多样性并无太显著的变化（Brown，Gibson 1983）。

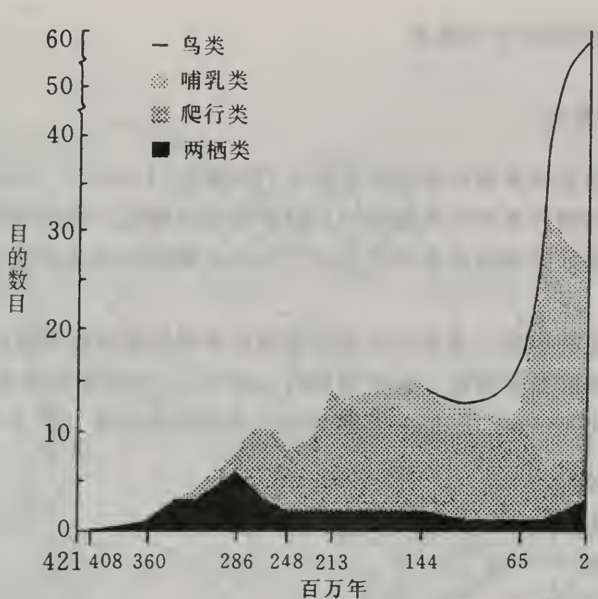


图 3-3　地质历史时期陆生脊椎动物物种多样性变化（Signor　1990）

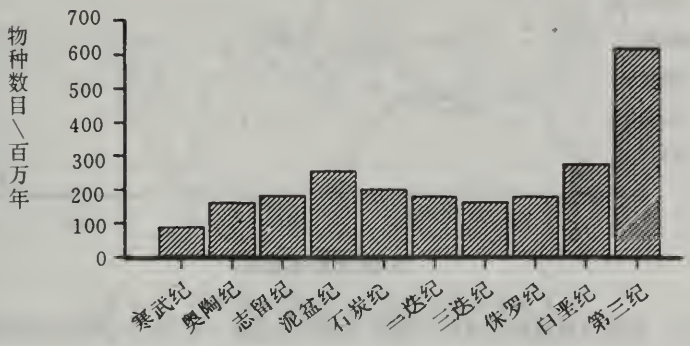


图 3-4　地质历史时期海洋无脊椎动物物种多样性变化（Sepkoski　1984）

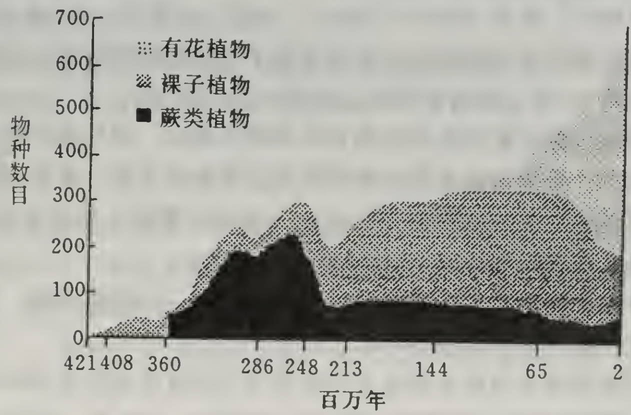


图 3-5　地质历史时期陆生植物物种多样性变化（Signor　1990）

3.3.2　物种多样性的空间分布格局

3.3.2.1　纬度梯度格局

物种多样性的纬度梯度格局是最早引起人们注意的（Huston　1994）。对大多数陆生植物和动物来说，极地的物种多样性是最低的，随着纬度的降低，物种多样性增加，在热带雨林达到最大值。不管是从区域物种多样性水平上还是从群落物种多样性水平上，都表现出这样的规律。

变化最明显、生物学意义最重大的是植物物种多样性随纬度梯度的变化规律。树木物种多样性从北方针叶林到热带雨林一直是增加的（图 3-6）。同样的格局在北美（Currie，Paquin　1987）、欧洲（Silvertown　1985）及西半球也表现得很明显（图 3-7）。

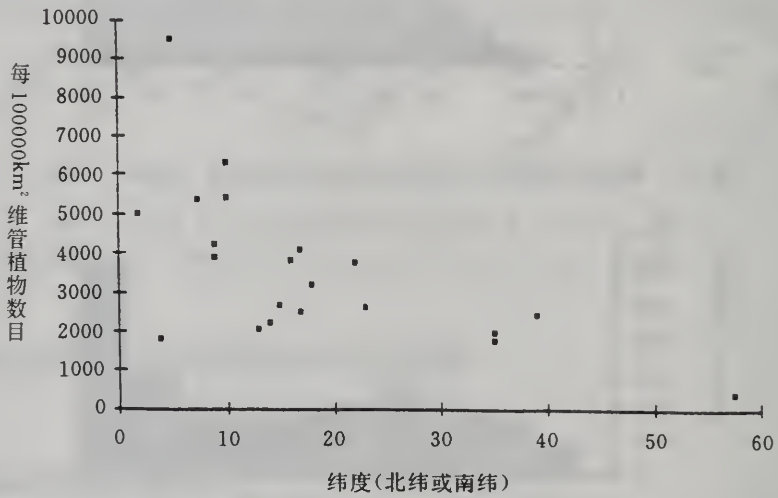


图 3-6　西半球植物物种多样性随纬度梯度的变化（据 Reid，Miller　1989）

对大多数脊椎动物类群来说，随着纬度降低，物种多样性增加。这种格局在哺乳动物（McCoy，Connor　1980）、鱼类（Horn，Allen　1978）、爬行类（Schall，Pianka　1978）中表现明显。但近年在北美的研究也表明，脊椎动物中有些类群随纬度变化的格局是不完全一致的，如两栖类在北纬 35°附近物种多样性达到最大值（图 3-8）。

热带地区比温带地区拥有更多的鸟类是有目共睹的事实。但鸟类多样性的纬度梯度特征是比较复杂的，原因之一是很多热带鸟类要迁徙到温带地区交配、繁育后代，这就大大增加了温带地区夏季繁殖季节鸟类的多样性（Huston　1994）。海洋鸟类迁徙范围较大，但非海洋鸟类存在着非常明显的纬度梯度特征（MacArthur　1972）。

很多类群的无脊椎动物也表现了明显的纬度梯度特征，如软体动物、蜻蜓、蝴蝶等都表现了明显的纬度梯度特征（Huston　1994）。

并不是所有的生物类群在物种多样性方面都表现出随着纬度降低而物种多样性升高的趋势。一些类群表现出随纬度降低而物种多样性减低的趋势。如地衣、海洋底栖生物、寄生蜂、土壤线虫等（Huston　1994）。

地衣是真菌和藻类的复合体，在维管植物不能生存的地方往往最丰富，在干旱、寒冷的

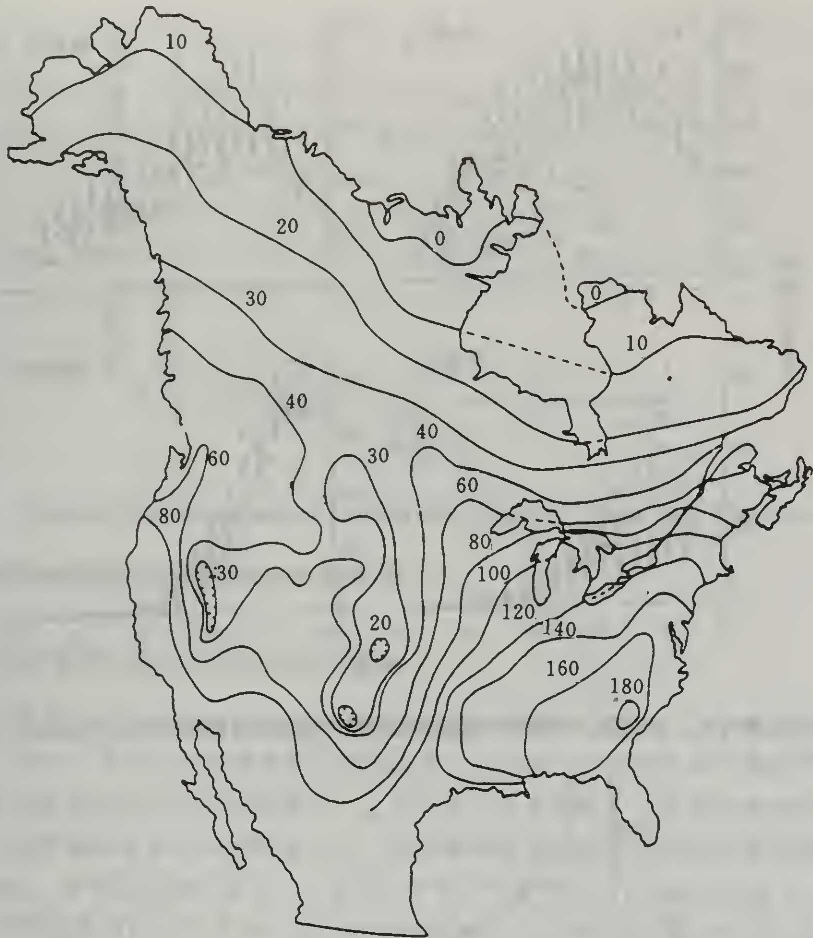


图 3-7　北美树木物种丰富度随纬度梯度的变化

图中线条为根据 2.5°×2.5°（经度）（50°N 以南）、5°×2.5°（经度）（50°N 以北）

（Currie，Paquin　1987）

区域，地衣的多样性往往最高（Lindsay　1977）。在北极和南极维管植物极少生长的地方，地衣的多样性也相对较高（Pickard，Seppelt　1984）。

海洋底栖生物也表现出高纬度比低纬度生物多样性高的特点（Huston　1994）。寄生蜂和土壤线虫的物种多样性在中纬度达到最大值（Procter　1984）。

3.3.2.2　海拔梯度

群落类型及环境因素在沿海拔和沿纬度梯度变化方面有很大的相似性。沿海拔梯度每升高 1 000m，气温降低 6℃，相当于沿纬度梯度往北递进 500～750km（Holdridge　1967）。随着海拔升高，鸟类、维管植物的多样性都表现出降低的趋势（Whittaker　1977）（图 3-9，图 3-10）。在群落水平上，物种多样性随海拔梯度的变化规律是很复杂的（贺金生等　1997）。

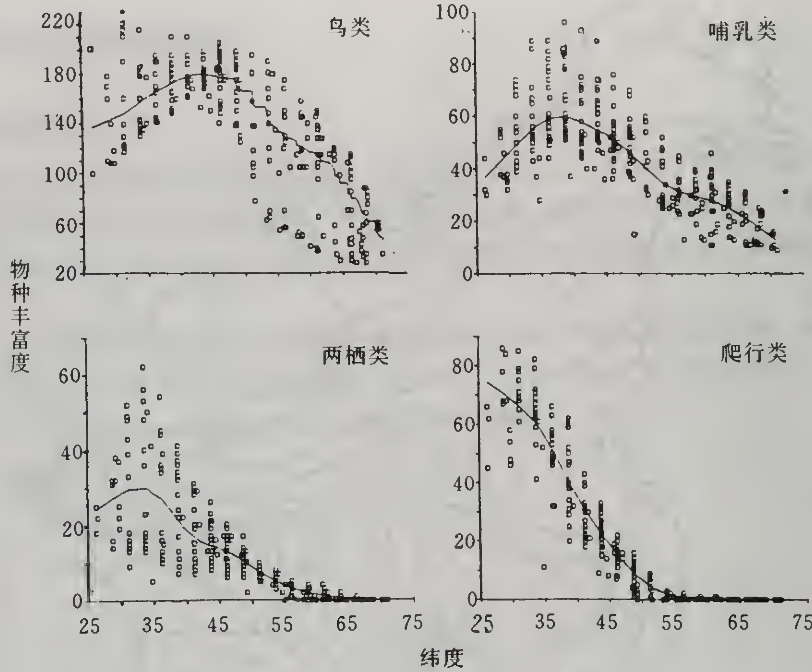


图 3-8 北美鸟类、哺乳类、两栖类、爬行类物种多样性随纬度梯度的变化（Currie 1991）

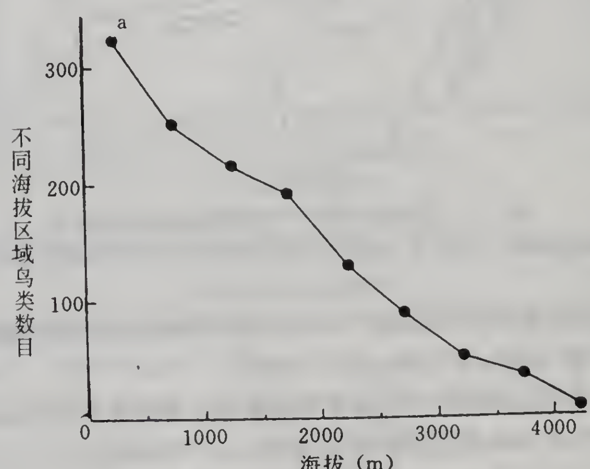


图 3-9 新几内亚鸟类物种丰富度随海拔高度的变化规律（Kikkawa，Wiliams 1971）

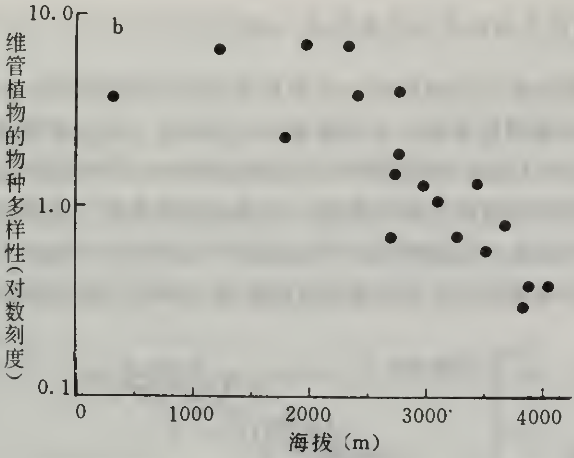


图 3-10　尼泊尔喜马拉雅维管植物物种丰富度随海拔高度的变化（Yoda 1967，Whittaker　1977）

3.3.3　物种多样性空间分布格局的形成机制

3.3.3.1　物种多样性空间分布格局的成因

有关物种多样性空间分布格局的形成机制有多种假说（黄建辉　1994；郭勤峰　1995；Wu，Gao　1995），表 3-4 把主要的假说归为 8 类。可以看出这些假说有些是用环境因子进行解释的，有些是用生物因子进行解释的。之所以有这么多假说，主要是研究者的研究尺度不同造成的。这些假说至少在一定程度上在一定区域内或在所研究的对象范围内是正确的。但在全球范围内，在大陆区域尺度上，一定有一个第一性的原因。正像 Ricklefs（1973）所说的"物种数目随纬度梯度的变化规律一定与某些气候因子或气候因子的组合有关，这些因子随纬度也发生有规律性的变化"。Brown 和 Gibson（1983）也认为"归根结底，这种多样性格局一定是物理因子引起的，生物之间相互关系是第二位的"。

表 3-4　有关物种多样性格局形成机制假说的综合

影响因子	解　　释
气候	适宜的气候允许较多物种生存
气候变率	稳定的气候为物种分化创造了条件
生境异质性	物理因子或生物因子的复杂性孕育了较多的生态位
历史因素	进化时间越短，形成新物种越多
能量	物种丰富性由每个物种所分配到的能量所决定
竞争	a. 竞争有利于减小生态位宽度；b. 竞争排斥减小物种数目
捕食	捕食减缓了竞争排斥
干扰	中等干扰减缓了竞争排斥

注：此表根据 Pianka（1966）、Pianka（1974）、MacArthur（1972）、Begon 等（1990）、Schall 和 Pianka（1978）、Stevens（1989）、Currie（1991）、Wilson（1990）、Rohde（1992）、Wright 等（1993）和 Huston（1994）的论述综合。此表没有包括所有有关物种多样性格局形成机制的假说，但包括了大部分有影响的假说。

3.3.3.2　在大尺度上能量是物种多样性预测第一重要的因子

Hutchinson（参见 Rohde　1992）认为，能量可能是决定物种多样性的因子。Wright（1983）也发现，尽管岛屿地理位置和大小变化很大，但能量×面积是预测岛屿物种多样性的最佳因子。Currie 和 Paquin（1987）系统研究了北美树木物种多样性与气候因子、地形等的关系，发现树木物种多样性与年蒸散关系极密切，并且通过年蒸散、地形和距海洋远近可以进行预测。最近的一些研究发现，在北美和欧洲（Currie　1991；Malyshev　1994）主要类群的物种多样性都与气候因子有关，并且可以通过可能蒸散（PET）进行预测（图 3-11，表 3-5）。

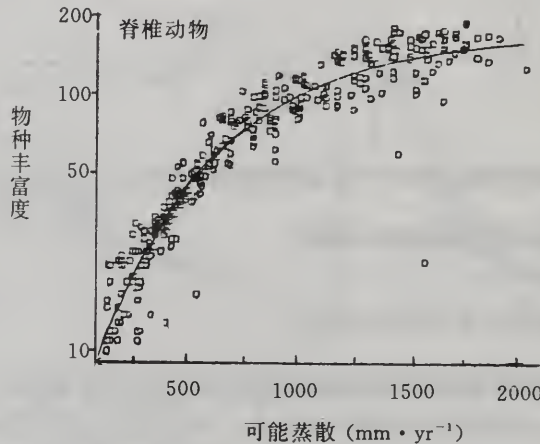


图 3-11　陆生脊椎动物（不包括蝙蝠）物种多样性与可能蒸散的关系（Currie　1991）

表 3-5　与能量有关的因子与各类群物种多样性之间关系的模型

类　群	模　型		r^2
鸟类*	PET＜525mmyr⁻¹	1.40+0.00159 PET	
	PET≥525	2.26−0.0000256 PET	0.81
哺乳动物*		1.12 [1.0−exp（−0.00348 PET)] +0.653	0.80
两栖类*	PET≤200mmyr⁻¹	0	
	PET≥200	3.07 [1.0−exp（−0.00315 PET)]	0.84
爬行类*	PET＜400mmyr⁻¹	0	
	PET≥400mmyr⁻¹	5.21 [1.0−exp（−0.00249 PET)] −3.347	0.93
脊椎动物*		1.49 [1.0−exp（−0.00186 PET)] +0.746	0.92
树木**		185.8/ [1.0+exp（3.09−0.00432 ARET)]	0.76
植物***		215.5+0.26439 T＞10	0.95

注：* 引自 Currie（1991）；* * 引自 Currie 和 Paquin（1987）；* * * 引自 Malyshev（1994）。PET＝可能蒸散；ARET＝年蒸散；T＞10 为 大于 10℃的年积温。

PET、ARET 是与纬度及太阳辐射密切相关的因子，因此是与能量有直接关系的因子，T＞10本身为能量指标，这说明在大尺度上能量是物种多样性预测的第一因子。物种多样性随海拔的变化与随纬度的变化有很大的相似性（Brown，Gibson　1983）。

3.3.3.3　能量水平并不决定物种数目而是决定进化速度

从上面可以看出，沿着纬度梯度和海拔梯度，物种多样性与能量（用可能蒸散、太阳辐射和气温表示）非常显著相关。一个可能的解释就是一个地区的物种多样性受能量供应限制（Currie　1991）。高的能量水平可以导致高的生产力，但并不意味着高的物种多样性。一个地区少数物种的优势作用完全可以垄断能量供应而并不一定要有高的物种数目。Rohde（1992）提出能量水平并不决定物种数目而决定进化速度，主要是通过短的世代交替时间、高的突变频率及较快的生理过程来加速自然选择，保存突变个体。这种解释有一定道理，但需要进一步通过实验进行验证。

从以上论述可以看出，在大尺度上物种多样性格局的形成机制主要是通过图 3-12 路线实现的。

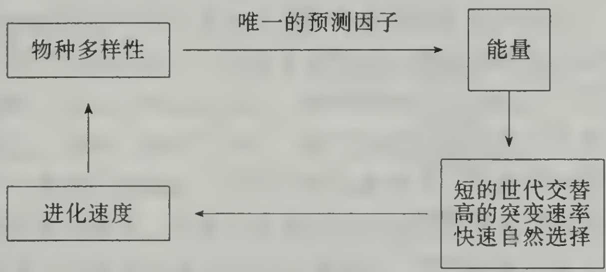


图 3-12　大尺度物种多样性格局的能量—多样性假说

3.3.3.4　小尺度物种多样性格局由对小尺度起作用的生态因子所决定

上面讨论的是大尺度物种多样性格局的形成机制，主要是纬度梯度、海拔梯度格局的形成机制。这种物种多样性的能量—多样性假说越来越得到广泛的支持，它反映了大尺度长期进化过程的结果。Latham 和 Ricklefs（1993）对全球 26 个湿润森林（17～7401km^2）的研究结果表明，能量—多样性假说依赖于一定的尺度，不同大陆相似的生物群系（biomes）中树木物种多样性的差异可以用地质历史的原因进行解释。Currie（1991）也认为，在小尺度范围内，物种丰富度可能由生境多样性、干扰等决定。Wright 等（1993）的研究结果表明，大尺度物种多样性由能量决定，小尺度格局比较复杂，涉及到其他主导因子。

3.4　我国的物种多样性

3.4.1　概况

我国疆域辽阔，地形、气候复杂，南北跨越寒、温、热三带，生态环境多样，孕育了丰富的物种资源。同时，由于具有独特的自然历史条件，特别是第三纪后期以来，受冰川影响较小，使我国的动、植物区系具有自己的特色，保留了许多北半球其他地区早已灭绝的古老孑遗和残遗的种类（吴征镒　1980）。

我国是生物多样性特丰富国家之一。从已记录的物种数目上来看，哺乳类占有种数为世

界第5位，鸟类为世界第10位，两栖类为世界第6位，种子植物居世界第3位，并且新分类群和新记录仍在不断发表和增加。如占生物界56.4%的昆虫估计在中国有15万种以上，而已定名的4万种左右，约占总数的1/4（陈灵芝 1993）。相对来说，动物中的哺乳类、鸟类、爬行类、两栖类及鱼类，植物中的苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物中，已知种数较为清楚（表3-6）。

表3-6 各类群中国已知种数及占世界已知种的比例（陈灵芝等 1993）

类 群	中国已知种数	占世界已知种数的百分比
哺乳动物	499	11.9
鸟类	1 186	13.2
爬行类	376	5.9
两栖类	279	7.4
鱼类	2 804	13.1
昆虫	34 000	4.5*
高等植物	30 000	10.5
真菌	8 000	11.6
细菌	500	16.7
病毒	400	8.0
藻类	5 000	12.5

注：根据世界上已鉴定记录的751 000种昆虫数目计算（Primack 1993）。

3.4.2 我国的特有物种

我国特有物种较为丰富，特有植物估计有15 000～18 000种，约占维管植物总数的50%～60%，在世界上处于第7位（WCMC 1992）。特有高等脊椎动物在世界上处于第8位（WCMC 1992）。各类群中特有属、种所占比例也差异较大（表3-7）。

表3-7 中国动、植物部分类群特有种（或属）数统计表（陈灵芝等 1993）

门类名称	中国已知种（或属）数	特有种（或属数）	百分比
哺乳动物	499种	73种	14.6
鸟类	1 186种	93种	8.3
爬行动物	376种	26种	6.9
两栖动物	279种	30种	10.8
鱼类	2 804种	440种	15.7
苔藓植物	494属	8属	1.6
蕨类植物	224属	5属	2.2
裸子植物	32属	8属	25.0
被子植物	3 116属	235属*	7.5

注：*其中双子叶植物特有属204属，单子叶植物特有属31属。

我国特有物种在地理分布上也不均匀。根据中国植物特有属分布区的分析，大致有川东—鄂西、川西—滇西北和滇东南—桂西三大特有现象中心（应俊生等　1984）。脊椎动物中，横断山区、青藏高原也具有较多的特有种。

3.4.3　物种多样性的关键地区

世界各地都有一些植被保存较好、生物种类丰富且特有程度较高的地区。人们称之为生物多样性关键地区（critical area）（陈灵芝　1993）。一般说来，作为生物多样性的关键地区，至少具备下列 3 个条件中的一个：①具有世界意义的物种丰富区域；②特有种多的区域；③遗传资源丰富或者濒危物种较多的区域。

生物多样性关键地区和 Myers 的生物多样性热点地区有相似之处，但依据的标准不完全相同。Myers 的热点地区主要依据两个标准，即高的物种特有性和严重受威胁的区域。因此，中国生物多样性的关键地区也可近似称为中国生物多样性的热点地区。

根据陈灵芝等（1993）的资料，中国具有国际意义的陆地生物多样性关键地区有 14 个，分别是吉林长白山地区、河北北部山地地区、陕西秦岭太白山地区、四川西部高山峡谷地区、云南西部高山峡谷地区、湖南、贵州、四川、湖北边境山地地区、广东、广西、湖南、江西南岭山地地区、浙江、福建山地地区、台湾中央山脉地区、西藏东南部山地地区、云南西双版纳地区、广西西南石灰岩地区、海南岛中南部山地地区和青海可可西里地区。另外还划分出了 5 个具有全国性意义的陆地生物多样性关键地区，5 个湿地和淡水水域生物多样性关键地区，11 个海岸和海洋生物多样性关键地区。无疑，这些地区在中国物种多样性研究和保护方面将起重要作用（详见第 4 章中 4.2）。

我国在物种多样性的研究方面已做了大量工作，但任务仍然很艰巨。如物种多样性的编目（inventory）是一项艰巨而又急待加强的工作，物种多样性的形成、演化、空间格局及维持机制等理论问题仍然需要深入探讨，物种的濒危状况、灭绝速率及原因，特有现象的形成及格局需要进一步研究。在大尺度上，我国物种多样性的空间格局及与生态因子的关系以及模型在研究全球变化对物种多样性的影响方面有重要意义，这方面研究急待加强。全国性的物种多样性信息网也需建立。这些方面的研究无疑会在物种多样性的保护与持续利用方面起巨大的促进作用。

第 4 章　生态系统多样性

生态系统是生物群落与其环境形成的生态复合体，是生命系统中重要的组织层次，是自然界的基本单位。这一概念强调的是系统中各成员间功能上的统一。生态系统多样性的研究具有十分重要的意义。一方面，生态系统类型多样，其组成、结构、分布和动态等特征极富变化；另一方面，生态系统多样性研究又为其他水平的生物多样性研究提供有用的资料，特别是作为生物的栖息地受到保护生物学工作者的高度重视（Franklin　1993）。本章将从生态系统多样性的概念入手，分别介绍生态系统多样性的分布、测度、监测及其维持机制。

4.1　生态系统多样性的概念

生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境、生物群落和生态过程变化的惊人的多样性。此处的生境主要是指无机环境，如地貌、气候、土壤、水文等。生境的多样性是生物群落多样性乃至整个生物多样性形成的基本条件。生物群落的多样性主要指群落的组成、结构和动态（包括演替和波动）方面的多样化（马克平　1993）。从物种组成方面研究群落的组织水平或多样化程度的工作已有较长的历史，方法也相对比较成熟。自 1943 年 Williams 提出物种多样性概念（Fisher 等　1943）以来，已发表了大量的论文和专著讨论有关物种多样性的概念、原理及测度方法，以及形成原因或主要影响因素等问题（Magurran　1988）。目前提出的大量的生态多样性指数可分为三类：α 多样性指数、β 多样性指数和 γ 多样性指数（Whittaker　1972）。α 多样性指数用以测度群落内的物种多样性；β 多样性指数用以测度群落的物种多样性沿着环境梯度变化的速率；γ 多样性指数则是一定区域内总的物种多样性的度量。生态过程主要是指生态系统的生物组分之间及其与环境之间的相互作用或相互关系，主要表现在系统的能量流动、物质循环和信息传递等方面。

基因和物种多样性是生物多样性研究的基础，而生态系统多样性则是生物多样性研究的重点。生态系统多样性充分体现了生物多样性研究的最突出的特征，即高度的综合性。主要表现在：①它是基因到景观乃至生物圈的不同水平研究的综合：例如濒危物种的保护已经不再仅仅局限于在物种水平上保护有限的个体，而是从基因、细胞、种群等不同水平上去探索物种濒危机制，从生境或生态系统水平上考虑保护措施；②不同类群或不同学科研究的综合：例如生态系统多样性维持机制的研究不仅注重生态环境对系统稳定性的影响，更注重不同生物类群的作用及其相互之间关系对系统稳定性的影响（马克平等　1995）。

本章作者：马克平

4.2　生态系统的类型及其分布

生态系统是自然界存在的一个功能单位，生态学家往往对其组成、结构和分布等重视不够，生态系统多样性研究正好弥补了这方面的不足。但由于历史的原因，生态系统的分类还是一个仍在探讨的问题，存在着差异很大的多个分类系统或途径。以下是生态系统的主要分类途径（孙儒泳　1987）：

生态系统的主要分类途径

（1）按系统与外部环境联系程度分

a　隔离系统（isolated system）

b　封闭系统（closed system）

c　开放系统（opened system）

（2）按人类影响的程度分

a　自然生态系统

b　人工生态系统

（3）按能量来源分

a　太阳供能的自然生态系统

b　有自然辅加能量的太阳供能生态系统

c　具有人类辅加能量的太阳供能生态系统

d　燃料供能的城市工业系统

（4）按生境性质分

a　陆地生态系统

b　海洋生态系统

c　淡水生态系统

目前，在生物多样性研究中，人们多采用按生境性质划分的途径。在第一级划分三个类型的基础上，又分别以生境和生物群落，特别是植物群落的特点再细分为若干次级的类型。以陆地生态系统为例，又可分为森林生态系统、草地生态系统和荒漠生态系统等。其中的每一类还可以再细分下去。实践中，选择哪一级划分类型主要决定于研究问题的尺度。全球生态系统的分类多用生物群系（biome）。生物群系可以理解为顶极群落及其演替阶段或演替系列的集合，一般以顶极群落的优势种来确定其界限（陈灵芝　1994）。Cox 和 Moore（1993）的分类系统包括 10 个生物群系（如图 4-1 所示）。对于一个地区或国家而言，这样的分类则实用意义不大，应更具体一些。中国生态系统分类多以中国植被的分类为依据（陈灵芝等　1993；“中国生物多样性保护行动计划”总报告编写组　1994），将其分成 595 类生态系统（陈灵芝　1993；吴征镒等　1980）：

中国主要陆地生态系统类型

（1）森林生态系统	248 类
（2）灌丛生态系统 （包括灌草丛生态系统）	126 类
（3）草原生态系统	55 类

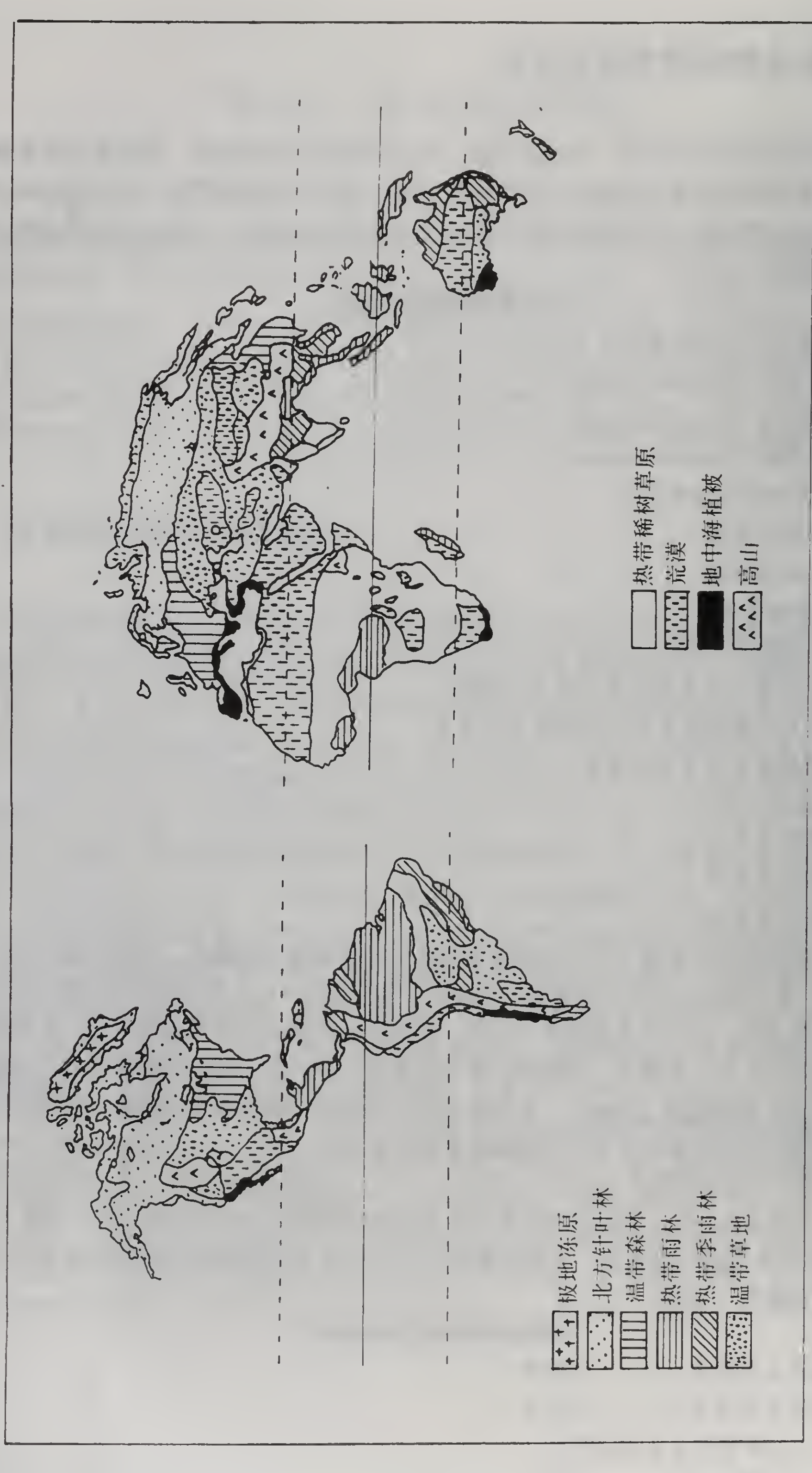


图4-1 世界主要陆地10个生物群系的分布(Cox,Moore 1993)

（4）荒漠生态系统　　52 类
（5）草甸生态系统　　77 类
（6）沼泽生态系统　　37 类
（包括红树林生态系统）
合计　　595 类

一般在谈及中国生态系统多样性时，陆地生态系统多以植被分类中的群系为划分依据，如油松林生态系统（*Pinus tabulaeformis* forest ecosystem）、杉木林生态系统（*Cunninghamia lanceolata* forest ecosystem）等，在野外比较容易确定其边界。这种划分对于一般的生态学工作者或生物学工作者来说都是可以接受的。

生态系统是存在于自然界的基本单位，其分布受制于自然条件，有明显的规律性。从大的格局上看，水分和温度状况是决定生态系统分布的主要因子（Achibold　1995）。自赤道向两极依次出现热带雨林、常绿阔叶林、落叶阔叶林、草原、北方针叶林和苔原等，即纬向地带性；自近海区域向大陆腹地依次出现森林、草原和荒漠等生态系统类型是经向地带性。从图 4-2 的中国植被区划图中可以看出这种水平地带性分布规律。随着山体海拔的升高及水热条件的变化，自基带生态系统类型依次出现朝向极地的生态系统类型为垂直地带性。上述植被或生态系统分布的地带性规律不是孤立的，而是相互联系、相互影响的。每个具体地点的植被或生态系统类型的分布都是与该地的地理坐标（纬度、经度和海拔高度）相联系的太阳辐射、大气热量、大气水分和土壤基质等生态因素综合作用的结果（侯学煜　1988）。

了解生态系统组成、结构及其分布情况，对于生物多样性关键地区的确定是至关重要的。关键地区（critical area）是指对于生物多样性保护具有重要意义的地区。因为在地区、国家和全球任何一个水平上可用于生物多样性保护的人力和财力都是有限的，远远不能满足解决现有问题的需要，所以必须确定保护的重点。

首先需要对全球或国家的生物多样性进行评估，找出最需要优先保护的关键地区。确定关键地区主要有以下 4 条原则。

（1）丰富性：生物多样性在空间上不是均匀分布的，不同地区生物多样性的形成显然受其自然地理因素以及地质历史的综合影响。从寒带到热带生物多样性丰富程度逐渐增加，即使在同一气候带内不同生境的生物多样性也会有很大的差别。生物多样性丰富的地区，如热带雨林等应首先受到关注。

（2）特殊性：在生物多样性保护中，由许多包括有多种特有物种的生态系统比由众多广布种组成的生态系统更为重要。单型种或某个目、科或属的唯一代表种比广泛分布的复型种更值得重视。同样，稀有种栖息地或生存着特有种的生境比广泛分布的栖息地或生存着普通种的生境具有更高的优先度。

（3）受威胁的程度：生物多样性在世界各地受到不同程度的威胁，受威胁严重的地区应具有较高的优先度。在其他条件相同的情况下，濒危物种比易危物种、易危物种比稀有物种、稀有物种比数量下降但未列入 IUCN 名录的物种具有更高的优先度。

（4）经济价值：不同地区的生物多样性可能在“数量”上相近，但其现实的和潜在的用途却有很大差别。在评估优先程度时，对热带国家的那些消失后会对人类产生最严重不良后果的基因、物种或生态系统应具有最高的优先度。

由于受人类活动影响较小、保存较好的地区多为比较偏远、交通不便因而资料多比较贫乏的地区，因此，通过航片、卫片等遥感手段和生态系统特别是植被的地理分布规律，可



图 4-2　中国植被区划图(吴征镒等　1980)

为关键地区的确定提供重要依据。参照生态系统及生物区系等资料，陈灵芝等（1993）确定了中国的生物多样性关键地区 35 个，其中具有国际意义的陆地生物多样性关键地区 14 个，具有全国意义的陆地生物多样性关键地区 5 个，湿地和淡水水域生物多样性关键地区 5 个，海岸和海洋生物多样性关键地区 11 个（详见图 4-3）。

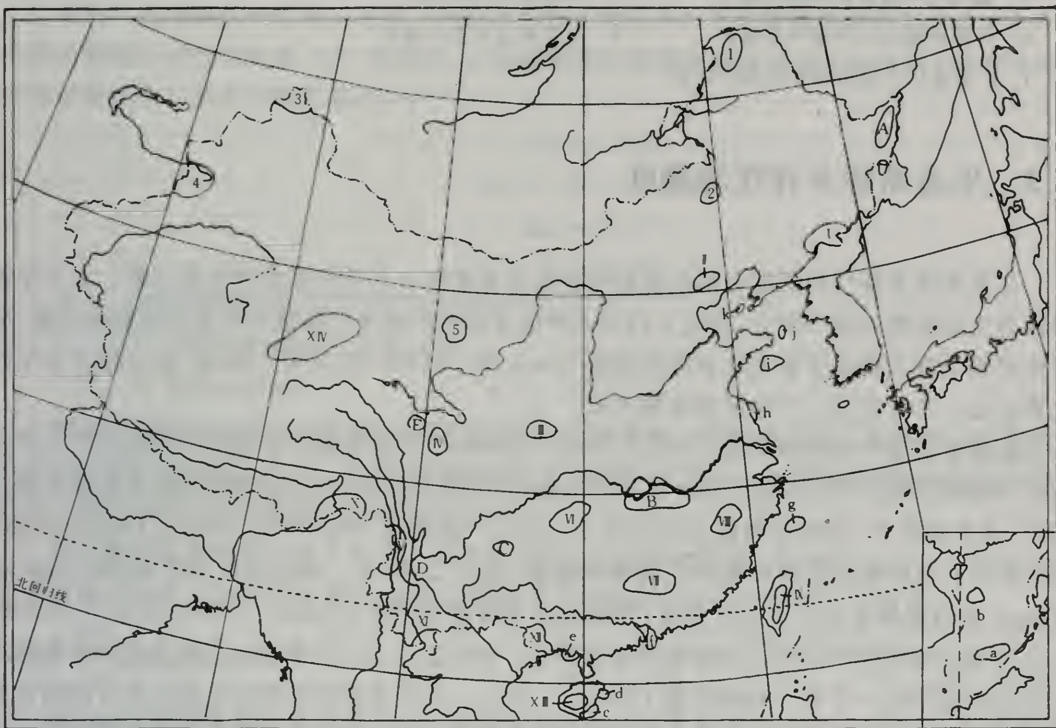


图 4-3　中国生物多样性关键地区示意图（陈灵芝等　1993）

图例：

一、具有国际意义的陆地生物多样性关键地区

Ⅰ　吉林长白山地区

Ⅱ　河北北部山地地区

Ⅲ　陕西秦岭太白山地区

Ⅳ　四川西部高山峡谷地区

Ⅴ　云南西部高山峡谷地区

Ⅵ　湖南、贵州、四川、湖北边境山地地区

Ⅶ　广东、广西、湖南、江西南岭山地地区

Ⅷ　浙江、福建山地地区

Ⅸ　台湾中央山脉地区

Ⅹ　西藏东南部山地地区

Ⅺ　云南西双版纳地区

Ⅻ　广西西南石灰岩地区

XⅢ　海南岛中南部山地地区

XⅣ　青海可可西里地区

二、具有全国性意义的陆地生物多样性关键地区

1　黑龙江内蒙古交界大兴安岭山地地区

2　内蒙古锡林郭勒地区

3　新疆阿尔泰山地区

4　新疆伊犁天山地区

5　甘肃南部东祁连山地区

三、湿地和淡水水域生物多样性关键地区

A　东北穆棱、三江平原湿地区

B　湖南、湖北平原湿地地区

C　贵州威宁草海地区

D　云南洱海区域

E　四川西北若尔盖湿地地区

四、海岸和海洋生物多样性关键地区

a 海南南沙群岛海区
b 海南西沙群岛海区
c 海南东南海岸珊瑚礁海区
d 海南文昌澜港红树林区域
e 广西合浦山口沙田半岛海区
f 广东珠江口南海海岸和海洋区域
g 浙江平阳南麂列岛海区
h 江苏盐城沿海海区
i 山东青岛沿海海区
j 山东庙岛群岛海区
k 辽宁蛇岛老铁山海区

4.3 生态系统多样性的测度

生态系统多样性的测度包括生物群落和生态系统两个水平的多样性测度问题。由于生物群落是生态系统的核心部分，因此人们多以群落多样性的测度代替整个系统的多样性测度。尽管近年来也有人提出生态系统多样性指数（Zhou 等 1992），但应用不普遍，还有很多不尽如人意之处，不过这是一个很好的发展方向。

生物群落多样性的测度始于本世纪初叶。当时的工作主要集中于群落中物种面积关系的探讨和物种多度关系的研究。1943 年，Williams 在研究 Rothamsted 的鳞翅目昆虫物种多度关系时，首次提出了“多样性指数（Index of diversity）”的概念（Fisher 等，1943）。1949 年 Simpson 提出了多样性的反面即集中性的概率度量方法。1958 年，Margalef 首次将 Shannon 和 Wiener 的信息测度公式引入生态学，用此函数来测度多样性（Pielou 1985）。1967 年，McIntosh 应用多维空间中的欧氏距离来测度多样性。无论怎样定义多样性，它都是把物种数和均匀度结合起来的一个单一的统计量（Pielou 1975）。由于多样性指数的这两个组分的结合方式或对其给予的权重不同，形成了大量的物种多样性指数，给群落多样性的测度造成了一定的混乱。另一方面，一些学者试图提出更具普遍意义的多样性指数表达式以包括已经提出的重要的多样性指数，其中 Hill（1973）的多样性指数系列就是一例。此外，Lloyd（1964）和 Pielou（1969）等还提出了均匀度的测度公式，以丰富生物群落多样性的测度方法。自 70 年代中期以来，Whittaker（1972）、Pielou（1975）、Washington（1984）和 Magurran（1988）等对生物群落多样性测度方法进行了比较全面的综述，对这一领域的发展起到了积极的推动作用。近年来，虽然该领域的研究没有 70、80 年代活跃，但也有相当数量的学者致力于这方面的研究，而且将测度对象从生物群落扩展到生态系统（Zhou 等 1992；Watkins 等 1994）。

生物群落的物种多样性是反映群落组织化水平、继而通过结构与功能的关系间接反映群落功能特征的指标。下面对比较常用的生物群落测度方法予以简单介绍。

4.3.1 α 多样性的测度方法

4.3.1.1 物种丰富度指数

物种丰富度即物种的数目，是最简单、最古老的物种多样性测度方法。直至目前，仍有许多生态学家特别是植物生态学家在使用。如果研究地区或样地面积在时间和空间上是确定的或可控制的，则物种丰富度会提供很有用的信息。否则，物种丰富度几乎是没有意义的。因为物种丰富度与样方大小有关，而且两者之间又没有确定的函数关系。

为了解决这个问题，一般采用两种方式：第一，用单位面积的物种数目，即物种密度来测度物种的丰富程度，这种方法多用于植物多样性研究，一般用每平方米的物种数目表示。第二，用一定数量的个体或生物量中的物种数目，即数量丰度（Numerical species richness）表示，这种方法多用于水域物种多样性研究，如 1 000 条鱼中的物种数目。

物种丰富度除用一定大小的样方内物种的数目表示外，还可以用物种数目与样方大小或个体总数的不同数学关系（d）来测度。d 是物种数目随样方增大而增大的速率。已有多种这样的指数提出，其中比较重要的有：

$$d_{Gl}=S/lnA$$

$$d_{Ma}=(S-1)/lnN$$

$$d_{Me}=S/N^{1/2}$$

$$d_{Mo}=S/N$$

式中：S 为物种数目；

N 为所有物种的个体数之和；

A 为样方面积。

物种丰富度是物种多样性测度中较为简单且生物学意义明显的指数。实践中，关键的环节是样方大小的控制。当然，这种方法也存在着很多不足之处，如没有利用物种相对多度的信息，就不能全面地反映群落的多样性水平。

影响物种丰富度的因素主要有历史因素、潜在定居者的数量（物种库的大小）、距离定居者来源地的远近（物种库距离）、群落面积的大小和群落内物种间的相互作用等。

4.3.1.2 Simpson 指数

Simpson 指数又称为优势度指数，是对多样性的反面即集中性（Concentration）的度量。他假设从包含 N 个个体的 S 个种的集合中（其中属于第 i 种的有 N_i 个个体，$i=1, 2, \cdots S$；并且 $\Sigma N_i=N$）随机抽取两个个体并且不再放回。如果这两个个体属于同一物种的概率大，则说明其集中性高，即多样性程度低。其概率可表示为：

$$\lambda=\Sigma\left[N_i(N_i-1)/N(N-1)\right]$$

式中：N_i/N 为第 i 物种第一次被抽中的概率；

$(N_i-1)/(N-1)$ 为第 i 物种第二次被抽中的概率。

显然，λ 是集中性的测度，而非多样性的测度。为了克服由此带来的不便，Greenberg（1956）建议用

$$D=1-\Sigma\left[N_i(N_i-1)/N(N-1)\right]$$

作为多样性测度指标。

当把集合当作一个完全总体时，λ 是集合多样性的无偏估计量，没有抽样误差。而当两个个体从无限大的群落随机抽取时，则有：

$$\lambda=\Sigma(N_i/N)^2=\Sigma p_i^2\quad(P_i=N_i/N)$$

相应地

$$D=1-\Sigma P_i^2$$

显然 λ 和 D 是有偏的估计量。

4.3.1.3 Shannon-Wiener 指数

假设可以把一个个体无限的总体分成 S 类，即 A_1、A_2，…，A_s，每个个体属于且仅属于其中一类。随机抽取一个个体属于 A_i（$i=1$，2，…S）类的概率为 P_i，因此有 $\Sigma P_i=1$。找出 P_i的一个函数，比如 H'（P_1，P_2，…P_s）作为总体（例如群落）多样性的一个度量，并且它满足下述条件：

第一、对于给定的 S，当 $P_i=1/S$ 时，有最大值，用 $L(S)$ 代表，于是

$$L(S)=H'(1/S,\ 1/S,\ \cdots,\ 1/S)$$

第二、如果假定还有不含个体的 $S+1$ 类、$S+2$ 类，…，这将不影响总体的多样性指数的大小，即

$$H'(P_1,\ P_2,\ \cdots P_s,\ 0,\ \cdots 0)=H'(P_1,\ P_2,\ \cdots P_s)$$

第三、假设总体经受另一个分类过程（B），当其分类是独立的情况下，则

$$H'(AB)=H'(A)+H'(B)$$

当 B 分类在 A 分类内部进行时，则有

$$H'(AB)=H'(A)+H'A(B)$$

可以证明，满足上述 3 条性质的唯一函数是：

$$H'(P_1,\ P_2,\ \cdots P_s)=-C\Sigma P_i\log P_i$$

式中：P_i是一个个体属于第 i 类的概率，C 是常数，一般置 $C=1$。上式假定个体是取自一个无限大的总体，若对有限的总体样本而言，P_i的真值未知，要用 N_i/N 作为有偏估计值，可以近似地表示为：

$$H'=-\Sigma P_i\ logP_i$$

此式即由 Shannon 和 Wiener 分别提出来的信息不确定性测度公式。如果从群落中随机地抽取一个个体，它将属于哪个种是不定的，而且物种数目越多，其不定性也越大。因此，有理由将多样性等同于不定性，并且两者用同一方法度量。

Shannon-Wiener 指数满足的 3 个条件在生态学上的意义可以理解为：第一条保证了种数一定的总体在各种间数量分布均匀时多样性最高；第二条表明，两个物种个体数量分布均匀的总体，物种数目越多，多样性越高；第三条表明多样性可以分离成几个不同的组成部分，即多样性具有可加性，从而为生物群落等级特征引起的多样性的测度提供了可能。

上式中的 log 可以选用 2、e 和 10 为底。由此导致 H' 单位的变化，分别为 bit、nat 和 decit。目前，生态学上所用的单位及其名称都未标准化，但存在着用 nat 的趋向。

物种丰富度和物种多样性指数是生物群落的 α 多样性的两个重要方面，其他两个方面是

物种相对多度模型和均匀度指数（马克平　1994），限于篇幅，本书从略。

4.3.1.4　群落 α 多样性测度方法的比较

目前已有大量的群落 α 多样性测度的指数和模型提出，要想选择一个最好的方法常常是很困难的，但这种选择又必须做出。一种较好的"体验"各种多样性测度方法的标准是看它们对一组数据的应用效果。用于检验的数据分为两类：一类是理论数据或虚拟数据（Contrived data），另一类是真实的调查数据。虚拟数据的优点在于，它可以设计不同的数据组合以观察多样性测度方法对物种丰富度和均匀度变化的反应。然而，现实世界中物种丰富度与均匀度常常是相关的，并非像大多数理论数据中那样各自独立地变化。因此，用现实数据比较或选择多样性测度方法就更有意义。

另一种选择多样性指数的方法，是比较它们对某些既定标准的符合程度。这些标准主要包括：①判别差异的能力；②对于样方大小的敏感程度；③强调哪一个多样性组分（稀有种还是常见种）；④被利用和理解的广泛性。

从实践上考虑，最好能确定一种或几种群落多样性指数作为首选指数。这样，至少为不同地区、不同类型或不同学者的研究结果的比较提供可能。综合大多数学者的分析结果，物种丰富度指数（S）、Shannon-Wiener 指数（H'）、Simpson 指数（D）等是值得推荐的群落多样性指数。当然，根据研究目的不同可以选择更具针对性的测度方法。

4.3.2　β 多样性的测度方法

β 多样性可以定义为沿着环境梯度的变化物种替代的程度（Whittaker　1972）。不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少，β 多样性越大（Magurran　1988）。精确地测度 β 多样性具有重要的意义。这是因为：①它可以指示生境被物种分隔的程度；②β 多样性的测定值可以用来比较不同地段的生境多样性；③β 多样性与 α 多样性一起构成了总体多样性（Overall diversity）或一定地段的生物异质性（Biotic heterogeneity）。根据调查数据的属性不同，β 多样性的测度方法可以分成两类：二元属性数据测定法和数量数据测定法。相对而言，二元属性数据的 β 多样性测定应用比较广泛，下面予以简单介绍。

二元属性数据又称 0、1 数据或有、无数据，在群落调查中只考虑某个物种的存在与否，而不管其个体数目。Wilson 和 Shmida（1984）对于此类调查数据的 6 种主要的 β 多样性测定方法进行了较好的评价。

4.3.2.1　Whittaker 指数（β_w）

该指数由 Whittaker 于 1960 年提出，是第一个 β 多样性指数，其表达式为：

$$\beta_w = S/m\alpha - 1$$

式中：S 为所研究系统中记录的物种总数；

$m\alpha$ 为各样方或样本的平均物种数。

物种组成完全相同的样方的 β_w 指数等于 1；两个完全不同的样方的 β_w 指数等于 2。物种组成完全相同的样方应该没有物种组成的分化，也就是说其分化值应为零。为此，Whittaker 在 β_w 指数的表达式中都减去 1。

β_w 指数计算简便，而且直观地反映了 β 多样性与物种丰富度（S）之间的关系，是一种应

用较为广泛的β多样性指数。

4.3.2.2 Cody 指数（β_c）

Cody（1975）在关于三大洲鸟类物种分布的讨论中，把 β 多样性定为“调查中，物种在生境梯度的每个点上被替代的速率”，即：

$$\beta_c = [g(H) + l(H)]/2$$

式中：$g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目；

$l(H)$ 是沿生境梯度 H 失去的物种数目，即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数目。

β_c 指数通过对新增加和失去的物种数目进行比较，使人们能获得十分直观的物种更替概念，对于沿生境梯度变化排列的样本，它清楚地表明了 β 多样性的含义。

4.3.2.3 *Routledge* 指数（β_R、β_I、β_E）

Routledge（1977）对如何把多样性区分为α多样性和 β 多样性问题十分关注。经过对 Whittaker 的 β_w 多样性指数进行认真的比较研究之后，提出了 3 个新的 β 多样性指数：

$$\beta_R = [S^2/(2r+S)] - 1$$

式中：S 为所研究系统中的物种总数；

r 为分布重叠的物种对数（species pairs）。

$$\beta_I = \log(T) - [(1/T)\Sigma e_i \log(e_i)] - [(1/T)\Sigma \alpha_j \log(\alpha_j)]$$

式中：e_i为种 i 出现的样方数；

α_j为样方 j 的物种数目。

$$T = \Sigma_{e_i} = \Sigma \alpha_j$$

$$\beta_E = \exp(\beta_I) - 1$$

4.3.2.4 Wilson 和 Shmida 指数（β_T）

Wilson 和 Shmida (1984) 在野外研究物种沿环境梯度分布时提出了另一个 β 多样性指数 β_T，其表达式为：

$$\beta_T = [g(H) + l(H)]/2\alpha$$

很显然，此式是把 Cody 指数（β_C）与 Whittaker 指数（β_w）结合形成的。式中变量的含义也与这两式的相应变量相同。

4.3.2.5 对 6 种 β 多样性指数的评价

许多学者都从不同角度对 β 多样性指数进行评价，其中以 Wilson 等（1984）的评价较为全面，其依据的准则为：①与群落更替的直观概念一致；②可加性：如果沿环境梯度有 3 个抽样位置 a、b、c，那么从 a 到 c 的 β 多样性等于从 a 到 b 和从 b 到 c 的 β 多样性之和；③独立于α多样性：就一个群落来说，β 多样性是群落环境异质性的表征；④独立于样本的大小。

下面以表的形式（表 4-1）列出用上述 4 条准则对 6 种 β 多样性指数的评价。评价表明，β_W和 β_T满足或至少部分满足上述 4 条准则。β_R 除可加性外也满足或部分满足其余 3 条准则。β_W和 β_T 比较，β_T 对沿环境梯度的群落更替更有直观的含义，因而当样本数据是沿着单一线路的环境梯度而变化时，使用 β_T 较为恰当；而 β_W 并没有假设一个环境结构，因此当样本不能沿一个单向梯度排列时可供使用，所以 β_W 是应用更为广泛的 β 多样性测度方法。

表 4-1　6 种 β 多样性测度方法的评价（Wilson 等　1984）

评价准则	β_W	β_C	β_R	β_I	β_E	β_T
群落更替的直观性	y	n	y*	n	y*	y**
可加性	y*	y	n	n*	n	y*
独立于 α 多样性	y	n	y	y	y	y
独立于样本大小	y	y	y	n	n	y

注：y 为满足准则，n 为不满足准则，y* 为当对所有的样本（j），当 $\alpha_j=\bar{\alpha}$ 时满足准则，y** 为当 $(\alpha_i+\alpha_n)/2=\bar{\alpha}$ 时满足准则。

4.4　生态系统多样性的动态及其监测

4.4.1　生态系统的变化

正像生物个体生活史的各个时期发生的变化一样，生态系统的特征也随着时间的推移而变化着。生态系统的变化主要包括 3 个方面（Kimmins　1987）。

（1）物理环境的长期变化：冰期的发生和消退、土壤发育或被侵蚀、湖泊因沉积而变浅直至最后消失等等都是物理环境的长期变化。由此导致的物理环境的变化很长时期内都有它的方向性；从不同深度的沉积物或湖泊、沼泽的泥炭层发现的花粉组织中，我们可以清楚地看到植物群落中的这种变化。当然，有时环境变化也是非常迅速的，以致每 10 年在动植物种群上带来的变化我们都能观察到。例如，一般情况下温和干燥的气候，可能在几十年内就导致木本群落被高山草地替代；相反，冷湿的气候也可能在几十年内使森林侵入干旱草原。然而这种中期气候变化很少有方向性，一般并不引起生物种群发生连续的方向性变化，而是形成在平均水平上下波动的中期变化。高山草地—森林或草原—森林的群落交错区位置，在长期平均水平值上下波动。

（2）自然选择引起的有机体遗传结构的变化：此类变化在生态系统内时刻都在发生，可称之为进化。它可能很快地出现，以便适应迅速变化着的物理环境和自然选择压力；也可能在长时期内缓慢地形成，以适应土壤和气候条件以及其他缓慢但具方向性的变化。自然选择不断地以增强种群遗传适应性的方式改变着种群的遗传结构。随着物理和生物环境的变化，物种不断地进行遗传调整以保持其适应能力。

（3）一定区域内有机体的类型和数量等的变化以及伴随发生的物理小环境的某种特征的变化：这类变化发生在新近裸露的且从前无植物定居的物理环境中，也发生在以前原生群落被破坏后而又被植物定居的地区。生物区系的变化总是伴随着小气候和土壤条件的变化，有时，物理环境的变化源于生物区系的变化，有时则相反。

这3类变化中，我们最熟悉的是最后一类变化：生态系统结构和功能随时间的变化而发展。如果放弃清除庭园中的杂草，或闲置经济上入不敷出的农场，那么这些土地上立即就会有植物入侵定居，其中大多数是一年生植物，但在几年后就会混生多年生植物。如果气候不是特别干旱，用不了多长时间木本植物也会以此为家了，要么是灌木，要么是乔木。在许多地区，首先定居的是一些喜光的阔叶树，但不久以后另外一些阔叶树又会取而代之。在许多热带地区，我们可以在有生之年目睹针叶树种的定居和更替过程，起初也许非常缓慢，但也许会恰恰相反。而在另外一些地区，针叶树可能是先锋树种，随后就被阔叶树取代。

4.4.2 生态系统多样性的监测

生态系统多样性的变化无时无刻不在发生，对其变化的过程进行监测对于揭示自然规律和生态系统的管理均具有重要意义（Stork，Samways 1995；di Castri 1992）：①有利于认识生态系统中的生态过程；②有利于了解生境破碎、生境破坏和其他干扰的影响；③有利于区别种群的自然波动和人为因素影响的变化；④有利于预测全球气候变化可能的影响；⑤有利于预测关键物种或类群的灭绝可能带来的生态变化；⑥有利于测度土地利用方式的变化及其对生物多样性的影响。

生态系统多样性的监测包括两个方面：一方面对生态系统组成、结构及主要生态过程等通过样地法进行监测。样地的面积、监测指标和监测的时间间隔等依生态系统的性质和监测的目的而异。热带雨林生态系统面积一般不小于1ha，而温带森林生态系统则可以适当减小样地面积。美国Smithonian研究院的MAB研究组在南美洲热带雨林区建立的监测样地多为1ha（Dallmeier 1992）。我国中科院鼎湖山森林生态系统定位研究站建立的南亚热带常绿阔叶林生态系统监测样地也是1ha。位于暖温带东灵山地区的中科院北京森林生态系统定位研究站建立的落叶阔叶林和人工针叶林生态系统的监测样地均为0.2ha。目前，这些工作都在顺利开展，并取得了若干阶段性成果。

另一方面是利用遥感手段和GIS等计算机技术等对一定区域内不同生态系统类型的面积及其分布格局进行监测。这是近年来得到迅速发展的领域。遥感影像的选择、判读、地面核实及资料的计算机处理是决定监测成效的关键环节。每一类型的影像都有其优缺点，应根据所监测区域面积的大小和监测的内容选择不同的遥感影像。季节性的多谱段（Multispectral）影像的卫星图片可用于确定上层林冠的树种组成和盖度；而立体影像卫片和激光文件（Laser profiles）则可用于结构和生物量等的估测；小尺度的监测可选用大比例尺的航空照片。全球定位系统（Global positioning system）和地理信息系统是整合遥感信息和地面样地信息的有力工具。

4.5 生境破碎对生态系统多样性的影响

人类活动对生态系统多样性的影响中，以生境或景观的破碎（Fragmentation）最引人注目（Harris等 1984；Soule 1989；Hobbs 1993）。生境发生破碎后，片段状生境的物理、化学和生物学因素都发生了一系列的变化（Primack 1993）。第一，片段生境的能量平衡明显不同于全部被茂密的植被覆盖的景观。例如，农田生态系统取代自然植被后，由于到达地面的太阳辐射增加、地表反射率的改变和夜间地表热辐射的增加，地表及土壤表层的温度日较

差变大，植物遭受霜害的可能性增加（Saunders 等　1991）。森林被砍伐后，剩余斑块边缘的温度升高。虽然对于生境岛屿边缘太阳辐射增加和温度升高的生物学效应不清楚，但研究表明，有的物种可能很快侵占边缘，从而改变其物种组成。例如，Lovejoy 等（1986）发现，热带森林破碎后，边缘 10～25m 的条带内藤本植物蔓延，这种现象在温带地区也有报道（Gysel　1951）。养分循环过程可能受到温度升高、土壤微生物区系的变化、土壤无脊椎动物活性的降低和枯落物分解速率改变的影响。另外，边缘温度的升高还能影响物种之间的相互关系，如竞争、寄生和捕食关系等（Harris 等　1984）。第二，景观破碎的另一个明显作用是片段生境受风的影响加大。风的直接影响包括对植被的机械损伤和增加植被的蒸散。风还会对植被产生间接影响。外来种的传播体可能通过风携带到剩余斑块中，从而产生难以估量的潜在影响。第三，景观破碎影响生态系统的水分循环。由于蒸腾和蒸发率的改变以及拦截雨的减少，土壤水分含量变化幅度加大，地表径流增加。表土的流失可能导致河流的淤积。水分循环的改变还能引起外来物种的侵入，影响枯落物分解速度和土壤动物的活动等（Saunders 等　1991）。第四，生境破碎影响物种种群迁入率和灭绝率。景观破碎主要通过影响生物的生存空间、多度、片段的占据率、个体增补率（Recruitment）等影响种群的灭绝（Primack　1993；Husband 等　1996）。

Lovejoy 等（1986）的研究为我们分析生境破碎对生物多样性的影响提供了令人信服的证据。70 年代，巴西政府规定，亚马孙地区热带森林的所有者可以只保留 50% 的森林不受破坏，其余 50%的森林可以砍伐后改为农田或草场。这样，这一地区就形成了许多从 1～10 000ha 不等的多个“岛屿”。该实验将要进行到下一个世纪。到目前为止，他们的实验已经得到了非常具有说服力的结果。他们发现，森林岛屿越小，物种的消失就越快。物种消失的主要原因是因为森林破碎后产生的边缘效应（Edge　effect）。森林破碎所形成的“岛屿”内的条件变得恶劣，例如，风的影响使林内变得干燥，森林深处的喜湿的蝶类迁出，取而代之的是喜光、喜热型的蝶类。作为兰科和其他几种植物传粉者的多种蜜蜂甚至在面积为 100ha 的“岛”上也难以找到。许多种鸟的密度在 1～10ha 的“小岛”中减少。他们在 7 个这样的“岛”中撒了 12 000 网时才捕获 20 只鸟。虎猫、美洲虎、美洲狮等大型哺乳动物不见了。大型哺乳动物和鸟类的消失使得依靠这些动物粪便为生的甲虫不能生存。从这些结果可以看出，由于物种在食物链中的特殊地位，一个物种的消失必然导致许多相关物种的灭绝。

4.6　生物多样性与生态系统功能

4.6.1　有关物种在生态系统中作用的假说

物种以什么样的机制维持生态系统的稳定？这是一个非常重要但是目前还仍然没有解决的生态学问题，而且是生物多样性与生态系统功能关系中的核心问题，近年来引起众多生态学家的关注。目前有关物种在生态系统中作用的假说有下列 4 种：

（1）冗余种假说（Redundancy species hypothesis）：冗余种假说认为，生态系统保持正常功能需要有一个物种多样性的域值，低于这个域值系统的功能会受到影响，高于这个域值则会有相当一部分物种的作用是冗余的（见图 4-4a）（Walker　1992）。

（2）铆钉假说（Rivet hypothesis）：铆钉假说的观点与冗余种假说相反，认为生态系统中

所有的物种对其功能的正常发挥都有贡献而且是不能互相替代的（Ehrlich，Ehrlich 1981）。正像由铆钉固定的复杂机器一样，任何一个铆钉的丢失都会使该机器的作用受到影响（见图4-4b）。

（3）特异反应假说（Idiosyncratic response hypothesis）：特异反应假说认为生态系统的功能随着物种多样性的变化而变化，但变化的强度和方向是不可预测的，因为这些物种的作用是复杂而多变的（见图 4-4c）（Lawton 1994）。

（4）零假说（Null hypothesis）：零假说认为生态系统的功能与物种多样性无关，即物种的增减不影响生态系统功能的正常发挥（见图 4-4d）。

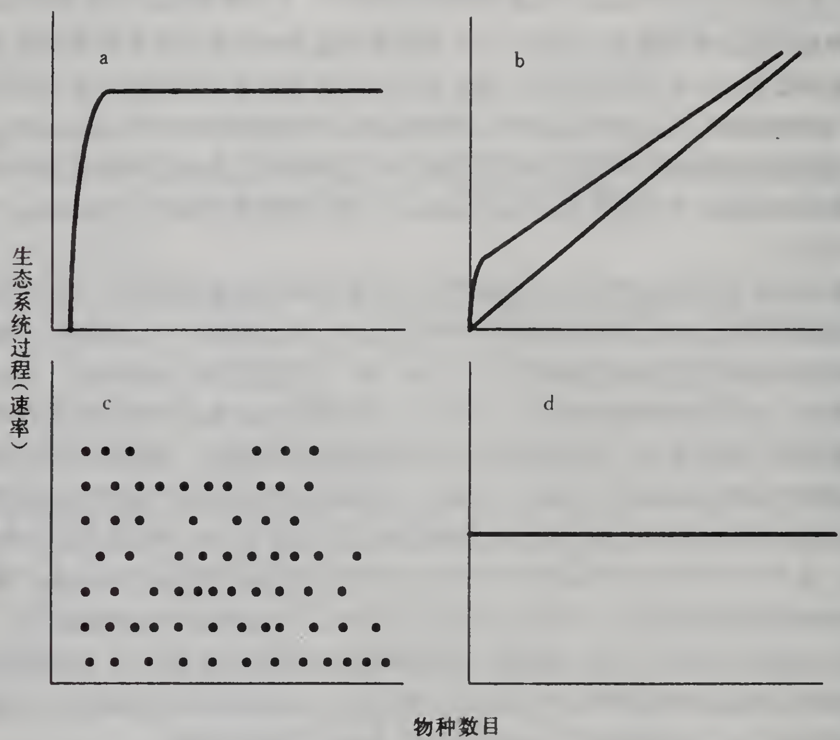


图 4-4 生态系统过程（如初级生产、枯落物分解等）的进展速率与物种丰富度之间的关系示意图
a. 冗余种假说；b. 铆钉假说；c. 特异反应假说；d. 零假说

这些假说对于解释物种在生态系统中的作用是很有启发的。虽然用试验来验证不是一件容易的事，但还是有人在自然和人工生态系统中开展这样的实验工作，并取得了一定的进展。

Lawton（1994）在英国 Silwood 公园进行了人工控制生态系统（Ecotron）实验。他们选择 31 种动物和植物，分别组合成 3 个多样性水平的生态系统，包括 9、15 和 31 个物种。测定的生态系统过程有 5 个方面：①群落的呼吸（CO_2流量）；②枯落物分解，包括短期的（放在地表的枯落物袋）和长期的（埋在土中的粗枝）；③土壤养分（速效 N、P、K）；④净初级生产力；⑤保水能力。实验结果显示：大多数生态系统过程随物种丰富度的变化而发生明显的变化，只有埋藏粗枝的长期分解没有反应。短期分解，土壤中 N、P、K 水平和保水能力均受到物种丰富度的显著影响，但没有表现出明显的规律性。CO_2 的摄取和植物生产力都随着物种丰富度的降低而下降。Tilman 和 Downing（1994）通过对天然草地群落的研究，也证明多样性与初级生产力之间存在密切的非线性关系。

4.6.2　关键种的概念与类型

上述 4 个假说中都没有对每个物种的作用程度做出明确的说明。实践中，我们都有这样的体会：生态系统中不同物种的作用是有差别的。其中有一些物种的作用是至关重要的，它们的存在与否会影响到整个生态系统的结构与功能，这样的物种即称为关键种（Keystone species）或关键种组（Keystone group）。

关键种的概念是 Paine 于 1969 年提出的，当时用以描述海洋生物群落中的捕食者。关键种是指其活动和丰富度决定群落的完整性并在一定时间内保持系统稳定的物种（Paine 1969）。去除关键种将引起系统中部分物种的丧失和其他新物种的侵入。关键种的作用可能是直接的，也可能是间接的；可能是常见的，也可能是稀有的；可能是特异性（特化）的，也可能是普适性的（Frankel 等　1995）。依据功能或作用的不同，可以将关键种分为 7 类（表 4-2）。

表 4-2　关键种的分类（Bond　1993）

类　型	作用方式	实　例
捕食者	抑制竞争者	海洋：海獭、海胆 陆地：依大小选择性采食种子的动物
食草动物	抑制竞争者	大象、兔子
病原体和寄生物	抑制捕食者、食草动物、竞争者	粘液瘤菌、采采蝇
竞争者	抑制竞争者	演替中的物种更替，如森林中的优势树种和杂草
共生种	有效的繁殖	关键的共生种依赖的植物资源 传粉者 传播者
掘土者	物理干扰	兔子、地鼠、白蚁、河狸、河马
系统过程调控者	影响养分传输速率	固氮菌，菌根真菌分解者

关键种的鉴定及其在生态系统维持中的作用的研究是该领域的核心问题，涉及到物种的形态、生理、生活史以及分布格局等多个方面。目前比较成功的研究多在水域生态系统，而陆地生态系统的成功实例相对较少（Menge 等　1994）。

目前，受到保护的往往是那些稀有的、特有的、大型的、吸引人的或具有重要经济价值的物种。然而，那些对于生态系统中其他物种的存在具有非常重要作用的关键种也应该受到保护（韩兴国等　1995）。

4.6.3　功能群的划分及其意义

为了更好地认识生物多样性与生态系统的结构和功能的关系，有必要引入功能群的概念。功能群是具有相似的结构或功能的物种的集合，这些物种对生态系统具有相似的作用，其成员相互取代后对生态系统过程具有较小的影响。将生态系统中的物种分成不同的功能群的意义表现在：①使复杂的生态系统简化，有利于认识系统的结构与功能；②弱化了物种的个别作用，从而强调了物种的集体作用。

植物功能群的划分一般依据质量特征、空间和时间上的变化 3 个方面的标准。质量特征主要包括生活型、形态结构、干物质在不同器官中的分配比例、生理特点（如 C_3、C_4和 CAM 等光合途径）和外貌特点（生理和形态特征相结合的途径）等；空间变化包括物种或其器官（如叶片和根系等）的水平和垂直分布格局；时间变化主要指物种的生长发育节律即物候学特征。植物功能群的划分对于认识生物多样性的生态系统功能具有重要意义（Schulze 等 1993）。

根据研究的目的不同，划分功能群的标准会有较大的变化。因此，组成同一个生态系统的物种可能依据不同的标准分为不同的功能群。一个功能群的物种数目没有明确的限制，可以是一个种，也可以是很多种。

对于一个复杂的生态系统，最简单、最容易的划分法是将所有的生物分为 3 个功能群，即生产者（植物和一些微生物）、消费者（动物和一些微生物）和分解者。它们分别在全球生态系统或生物圈的功能的维持中起着重要的作用（Meyer 1993）。

人们一般习惯于在物种水平上讨论功能群问题。事实上，功能群的概念在生命系统的其他等级水平上也是有意义的（Korner 1993）。

第 5 章 影响生物多样性演化的宏观因素

生物多样性在时间与空间中演化，从无到有，由简变繁。生物多样性演化和生物的进化历程密不可分，又与地球的地壳、水圈和气圈的演化息息相关。了解地球上生物多样性的演化过程，有益于建立客观、力所能及的生物多样性保护计划。目前我们对生物多样性的过去知之不多。地球上的生物多样性并不是平稳地增加，而是几经波折，历史上曾经出现过多次物种大灭绝，这些灭绝是否存在周期？是什么原因导致了生物周期性的灭绝？生物多样性演化与早期地质史中的事件，如泛古陆的破碎、古气候变迁的关系如何？与最近的地质史，如第四纪地质史之间的关系又如何？青藏高原的急剧隆升是中国第四纪的重大地质事件，它对中国的生物多样性产生了什么样的影响？这些问题是本章探讨的重点。

5.1 地质年代与生物进化

地球已经存在 40 多亿年了，认识地球的地质演化是认识生物多样性演化的前提。现在，我们只能从生物进化过程中在地层中残余的遗骸、排遗物和运动痕迹来推断生物多样性演化的原因和过程。

5.1.1 化石和孢粉

对过去的生物多样性，只能从化石和植物孢粉中得到有关的信息。亿万年前生物的遗骸、排遗物和运动痕迹经过化学变化形成了化石。化石在生物进化史研究中有重要作用：①化石确定了一个生物学性状的最小年龄，如根据始祖鸟化石，可以推断至少 1.7 亿年前鸟类已经有羽毛了；②化石提供了一个曾经存在过的生物学性状之证据，如由始祖鸟化石知道原始鸟类曾经具有牙齿；③化石表示了一个生物类群的过去分布，如根据化石，可以推断 4 000 万年前有袋类动物曾分布于欧洲；化石还提供了地球历史上生物多样性的大致丰富度。许多植物的孢粉可以在地层中保存相当长的时间，通过鉴定地层中的植物孢粉和地层年龄，可以得到相应年代植物多样性的有关信息。

古生物学家根据不同地层中发掘到的化石划分了地质年代，作为地球演化阶段的参照系（表 5-1）。在加拿大安大略省的 Galena 发现了最古老的地层，年龄为 47.5 亿±0.5 亿年。在南非的 Cherts 发掘到了 31 亿年前的古老生命化石。

本章作者：蒋志刚

表 5-1 地质年代简表

地质年代			距今时间（百万年）	植 物	动 物
新生代	第四纪	全新世	0.025		人类
		更新世	2	被	
	第三纪	上新世	13		
		中新世	25	子	哺乳动物
		渐新世	36		
		始新世	58	植	
		古新世	63		
中生代	白垩纪		135	物	
	侏罗纪		181		爬行动物
	三迭纪		230	裸子植物	
古生代	二迭纪		280		
	石炭纪		350	陆生孢子植物	两栖动物
	泥盆纪		405		
	志留纪		425		
	奥陶纪		500	海生	鱼类
	寒武纪		600	菌藻类	无脊椎动物
太古代			3 100	菌藻类	

5.1.2 生物进化

大约 35 亿年前出现了以细菌为代表的细胞生物。经过了大约 15 亿年后，真核生物才出现。原始真核生物大约有 30 个类群。在地球存在初期的 20 亿年中，物种多样性较低。寒武纪前期发生了第一次生物多样性爆发式增加。那时，地球上可能出现了多达 100 个生物门(Phyla)，Ediacarian 界中的藻类和盘状软件动物数目开始增加，同时出现了昆虫、海星和软体动物。然而，这 100 多个生物门中仅有 30 个门生存到了现代。若以生物门为单元来描述生物多样性的话，那么，寒武纪的生物多样性较以后的任何地质年代都高（Gould 1989）。

寒武纪后，经过了约 6 000 万年，古生代生物类群辐射进化，发生了生物多样性第二次大爆发。二迭纪生物大灭绝发生后，现代生物类群出现了，生物多样性逐步增加。具有硬骨骼的海洋无脊椎动物是联系进化中不同历史生物类群的一个生物类群。在二迭纪和中生代，生存过约 4 万种海洋无脊椎动物，到新生代后期，这个数目增加到 25 万种。相对于海洋动物来说，陆生动物的化石记录贫乏，像昆虫之类的动物类群，也很难形成化石。但脊椎动物，特别是哺乳动物的化石却常常被发现。以目统计，现代脊椎动物的多样性较以往任何地质年代都高。陆生植物在奥陶纪晚期出现。在以后的地质年代里，植物的多样性逐步增加，但是，在被子植物物种数目增加的同时，蕨类和裸子植物种的数目却下降了（Signor 1990）。

与全球大趋势一致，由于大型地壳活动，如造山（地壳水平运动）、造陆运动（地壳垂直

运动)，使中国的陆地面积逐渐增大，海洋面积逐渐减少。从 17 亿年前至 6 亿年前的漫长地质年代里，中国的陆地仅有现今东北、华北的部分地区以及从华北至塔里木一系列岛屿露出海面。4 亿 1 千万年前，华北、秦岭、祁连山、柴达木、塔里木相继连片，整个中国北部才形成陆地，与西伯利亚板块相连，构成劳亚古陆（古亚洲）。在二迭纪，中国从南到北、由东到西已经全部成陆。这时，气候潮湿温暖，适应植物生长，裸子植物出现了，两栖动物进入了全盛期。侏罗纪初，藏北地区的海浸结束，到新生代第三纪，古地中海仅剩下雅鲁藏布江以南和塔里木盆地尚为海面（崔克信　1986)。

5.2　大陆漂移与生物多样性

由于地壳的不断运动，现在地球上各大陆的面积和位置都发生了变化。例如，现今位于青藏高原腹地、北纬 35°的可可西里中心地区，在石炭纪时位于南纬 20°的热带地区，在二迭纪时位于南纬 15°，在侏罗纪，其位置越过了赤道，但仍位于北纬 14°的热带地区，在白垩纪可可西里地区的中心位置仍在北纬 23°，直到第四纪，可可西里地区才移到现在的地理位置（胡东生　1995)。

大陆漂移影响了生物多样性演化。当泛古陆（Pangea）和冈瓦纳古陆分裂时，许多物种已经遍布古大陆。由于大陆分离形成了地理隔离，中生代中各大陆上产生了许多特有物种。例如，东南亚、非洲和南美洲的生物多样性都较高，然而，由于长期的地理隔离，分布于这 3 个地区的生物中相同的种类却很少。

5.2.1　远古代

5.2 亿年前的远古代寒武纪，地球上海洋面积较今日要大得多，那时冈瓦纳古大陆刚出现，由非洲板块、南极洲板块和澳大利亚板块构成。当时这些陆地板块面积小，地势较平坦，山体较少。洋流和大气环流均较现代弱，气候较现代温暖，地球上从北纬 55°到南纬 55°之间的地区都是热带珊瑚带（图 5-1)。这期间，海洋无脊椎动物、原生动物、真菌和细菌均已出现。

古生代末期的石炭纪，冈瓦纳古陆与北方的大陆板块如北美板块、欧洲板块和印支板块碰撞后，形成了古地中海（Tethys）和泛古陆。这时印支板块是冈瓦纳古陆的一部分，现代中国南部的一部分则位于印支板块上。由于大陆板块的相互碰撞，这一时期是地球上山体形成最频繁的时期之一。那时的气候较寒武纪寒冷，热带在北纬 25°至南纬 25°之间。冈瓦纳古陆和泛古陆的北缘出现了冰帽（图 5-2)。当时，海洋中无脊椎动物和鱼类都处于鼎盛时期。陆地上，蕨类植物生长茂盛，裸子植物出现了，陆栖无脊椎动物、两栖爬行动物也出现了。

在寒武纪、古生代和三迭纪曾出现过 3 次生物物种的大爆发式增加。尽管这 3 次大爆发中产生了许多新物种，然而，从性质上来说，每次物种大爆发都是截然不同的。

现代主要生物类群的祖先在寒武纪已经出现，但种类少，体型小。寒武纪的生态环境适宜不同类型的生物演化。后来，这些生物中的一些种类由于生态环境的改变、新的天敌的出现而灭绝，生存下来的种类演化为现代的生物类群。这时，物种的演变表现在生物门的生灭。而古生代和三迭纪两次物种大爆发中，只形成了一些新的科、属以及物种，没有再形成新的生物门。在古生代和三迭纪，尽管生物物种数目比现代少，但是，那些生物的类型和体型已

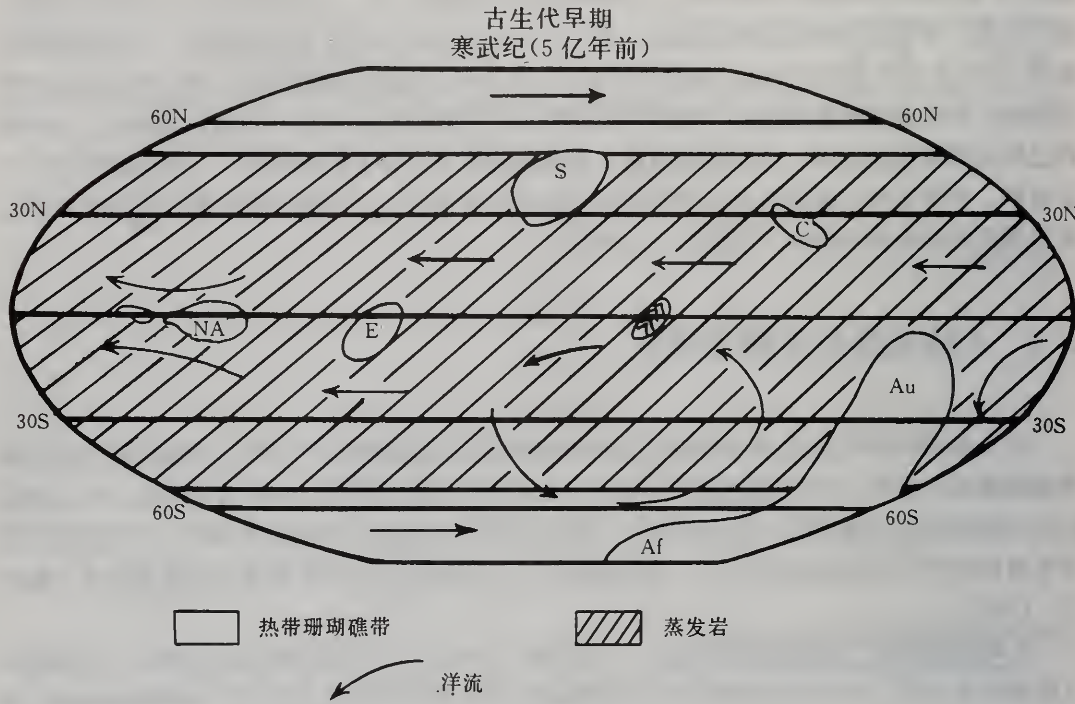


图 5-1 寒武纪的地质板块与气候带（Dott，Batten 1988）

Af：非洲；Au：澳大利亚；C：中国；E：欧洲；NA：北美洲；S：西伯利亚

经多种多样，于是，很难再产生新的、与当时已有种类截然不同的生物类群。

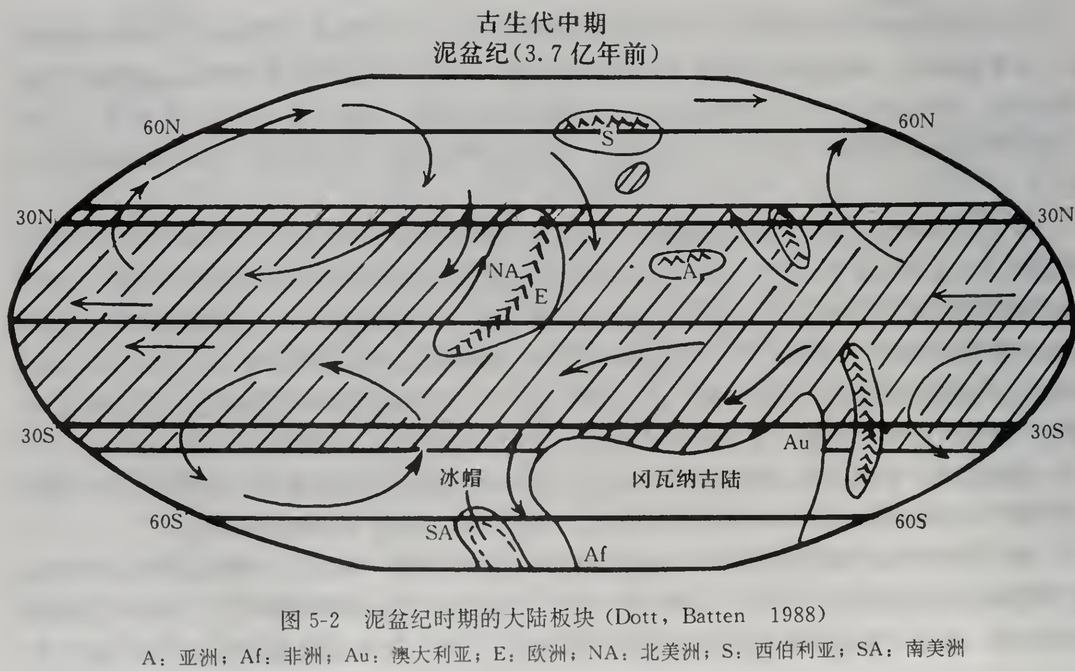


图 5-2 泥盆纪时期的大陆板块（Dott，Batten 1988）

A：亚洲；Af：非洲；Au：澳大利亚；E：欧洲；NA：北美洲；S：西伯利亚；SA：南美洲

5.2.2　中生代

从石炭纪到侏罗纪，地球上几乎所有陆地板块都连在一块。约 2 亿年前，劳古古陆与冈瓦纳古陆开始分离，那时，地球气候转暖，北纬 50°至南纬 50°之间的地区均处于热带，其余地区则为温带（图 5-3）。在侏罗纪，温带的森林以针叶树种为主，产生于古生代后期的铁树、银杏的数目下降，松树产生了，并迅速扩展到阿拉斯加（Dott，Batten　1988）。昆虫的种类和数目开始增长，昆虫为虫媒花植物授粉，促进了植物的有性生殖过程。在这一过程中许多有花植物和昆虫特化，植物和昆虫相互作用、协同进化的结果，增加了昆虫和有花植物的多样性。

大陆板块的漂移和碰撞不但改变了古地理，而且影响了古气候。浅海生境减少了，陆地面积增加了，对太阳能的反射的加强导致了气候逐渐变凉。在陆地上，针叶林的分布向南扩展。很可能由于降雨减少，地表径流减少，带入大洋的养分也减少了，于是，海洋的生物生产力下降。对深海海底的研究发现，在白垩纪末，单细胞原生海洋生物的数目急剧减少，由于单细胞原生海洋生物是大气层和海洋中自由氧的主要来源，原生海洋生物的减少可能对生态系统产生深刻的影响（Dott，Batten　1988）。

经过二迭纪的大灭绝后，无脊椎动物在三迭纪并没有产生新的类群。但是，有一例外，即菊石亚纲（Ammonoids）动物演化为多种多样的形态，达 400 属之多，占据了许多生态位。然而，在三迭纪结束时，除了一个科以外，所有菊石都灭绝了，在侏罗纪这个科中又产生了 1 200 多个属。

生物群落中物种数目增多导致生物多样性增高。例如，由于生存方式的多样化，早期的海底生物多生活在海底泥层的表面，后来，才出现那些能在泥中掘穴、能在泥中和泥表面活动以及能自由在水里游泳的生物种类。生活在同一群落中的物种增加，可能在两个方面对物种产生影响，一方面，物种通过形态和行为的变化来适应特定的微环境，另一方面，物种的增加和物种间营养关系的复杂化，产生了可以容纳新物种的生态位。由于这种原因，在中生代生物群落中的物种数目约为中生代以前的生物群落中的两倍。

陆地上，被子植物出现后，由于维管植物与植食动物之间的相互作用、协同进化，使得维管植物的多样性上升。许多翼手类和鸟类成功地利用了空间的第三维，进一步增加了生物多样性。

Sepkoski 等（1984）将动物化石划分为 3 个典型类群：寒武动物类群、古生动物类群和现代动物类群。在上古生代、下古生代和三迭纪以后，动物多样性曾 3 次达到高峰。从化石记录看，奥陶纪具有较以前的地质年代丰富得多的动物多样性。从那以后，大陆架生态系统并没有发生多少变化。相反地，陆地生态系统如热带雨林经过了较长的时间才出现。

一般认为地球上物种多样性在逐步增加，而 Raup 等人（1988）则认为，自奥陶纪以来，海洋生物的数目与种类并没有增加。由于表层岩石和浅层的沉积物容易研究，因为距现代较近的地质年代中形成的化石埋得较浅，容易发掘；而远古的化石埋得较深，不易发掘，因此根据化石研究过去的物种多样性时容易产生系统抽样误差。

中生代中期

佚罗纪(1.6亿年前)

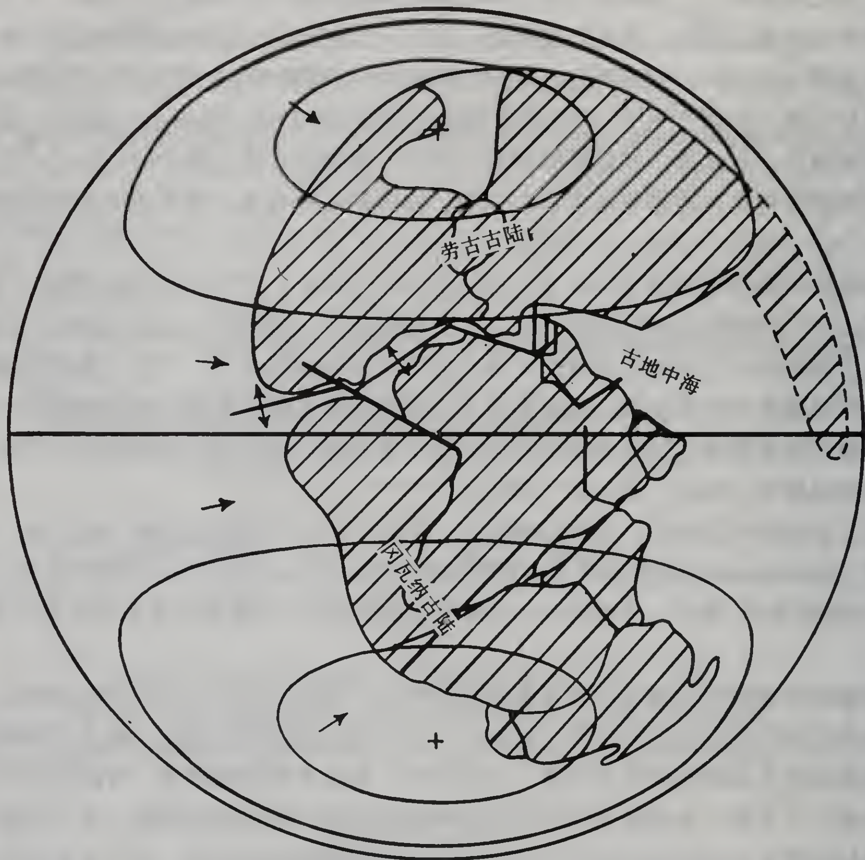


图 5-3 侏罗纪时期（1.6 亿年前）的大陆板块（Dott，Batten 1988）

5.3 物种大灭绝的周期性

迄今为止，地球上生存过的物种绝大部分已经灭绝了，据估计物种的平均寿命短于 1 000 万年（Raup 1988）。物种灭绝是自然现象，任何时刻都可能发生，但是灭绝的规模可能不一样。

5.3.1 物种大灭绝事件

生物进化史中曾出现过 6 次物种大灭绝事件（Purves，Orians 1983；Sepkaski Raup 1986）。第 1 次发生在约 5 亿年前的寒武纪末期，大约 50%的动物科（包括许多三叶虫在内）灭绝了。第 2 次发生在 3.5 亿年前。30%的动物科（包括许多无颌类鱼类、盾皮鱼类和三叶虫）都消失了。发生在二迭纪末的第 3 次物种大灭绝不仅影响了海洋生物，也影响了陆生生物，那时，大约 40%的动物科消亡了，95%以上的海洋物种灭绝了。在这期间，许多树种、两

栖动物、苔藓动物、腕足动物和所有的三叶虫都死掉了。那些死去的树木残体形成了现代的煤田。第 4 次物种大灭绝发生在 1.85 亿年前，35%的动物科，包括许多菊石、80%的爬行动物消失了。6 500 万年前白垩纪发生的大灭绝，是生物多样性演化史中最富于传奇色彩的一幕，在许多海洋生物灭亡的同时，统治了地球近两亿年、已经辐射适应地球上许多生境的爬行动物——恐龙灭绝了。第 6 次，也是最近一次物种大灭绝，从一万年前更新纪开始，以岛屿型物种、大型哺乳动物和鸟类的灭绝为标志，这一次物种大灭绝与人类活动密切相关。

每次物种大灭绝前，都会发生许多小规模的物种灭绝。这些小规模灭绝被地质学家们用于划分地质年代的“纪”和“世”。现在尚不清楚的是，小规模灭绝仅仅是比大灭绝的规模小，还是与大灭绝存在本质的区别（Raup　1988）。

Sepkoski（1981）发现若以科为多样性指数，寒武纪、古生代和现代等 3 种主要的化石类群依次达到高峰值（图 5-4）。最初，寒武纪化石类群占优势，古生代类群（Paleozoic fauna）到奥陶纪才占优势，而后，现代类群的多样性逐步上升。

每次物种大灭绝发生后，物种多样性要恢复到从前的水平需经历千百万年。二迭纪、三迭纪的大灭绝持续了大约 10 万年，经过了 1 500 万年到 2 000 万年以后，地球上的生物多样性才恢复到一个正常平衡水平。所以，大灭绝并不是即时发生的事件，而通常是一个漫长的累积过程。

5.3.2　物种大灭绝的周期

历史上每发生一次物种大灭绝，随之而来的是生物多样性增加，新的生物科、属和种出现。例如恐龙灭绝后，哺乳动物迅速辐射演化为新种类，占据了由于恐龙消失而空出的生态位。哺乳动物在恐龙消失前一亿多年已经出现，但只是一个小生物类群。然而哺乳动物已经具有比爬行动物优越的生理特征，如胎生、哺乳、体温恒定等，于是，哺乳动物能迅速取代爬行动物，成为生物圈的重要成员。纵观地球演化史，生物多样性一直缓慢地增加，若不是人口的急剧增长和现代科学技术的出现，地球上生物多样性可能还会继续增加。

Raup 和 Sepkoski（1980）分析了历次大灭绝中化石生物科的统计数据后，发现从二迭纪以来大灭绝的周期约 2 600 万年。也有人试图从统计其他分类阶元数据去寻找大灭绝的周期性。

有人对物种大灭绝的周期性持否定态度。因为利用分类阶元数据测度生物多样性丰度可能导致错误。Patterson 和 Smith（1987）重新核查了寒武纪大灭绝中鱼类和棘皮动物数据，发现在 Raup 和 Sepkoski（1982）的研究中，由于使用非单种科、错误地标定年龄以及利用仅发现于单一地层的物种等原因，故其结论可能有误。由于分类上的错误，他们所谓的灭绝 75%是不准确的，只有 25%是真正的灭绝。当按照属为分类单位时，灭绝率更低于 25%。当按照种为分类单位时，Patterson 和 Smith 认为灭绝事件取决于怎样定义分类单元。

生物多样性变化如果存在周期的话，可能与多个复合因素有关，如冰川形成、海平面升降等，但目前对这些事件与生物多样性增加和下降之间的关系并不十分清楚。

5.3.3　灭绝的原因

无疑，灭绝是由于物种未能适应环境的结果。大规模灭绝事件是生物多样性演化史上的里程碑，被古生物学家用来划分地质生物时期。然而，大规模灭绝的原因却不清楚（见第 8 章）。人们提出了许多假说，试图加以解释，但时至今日仍没有一个假说经过了严格的检验。

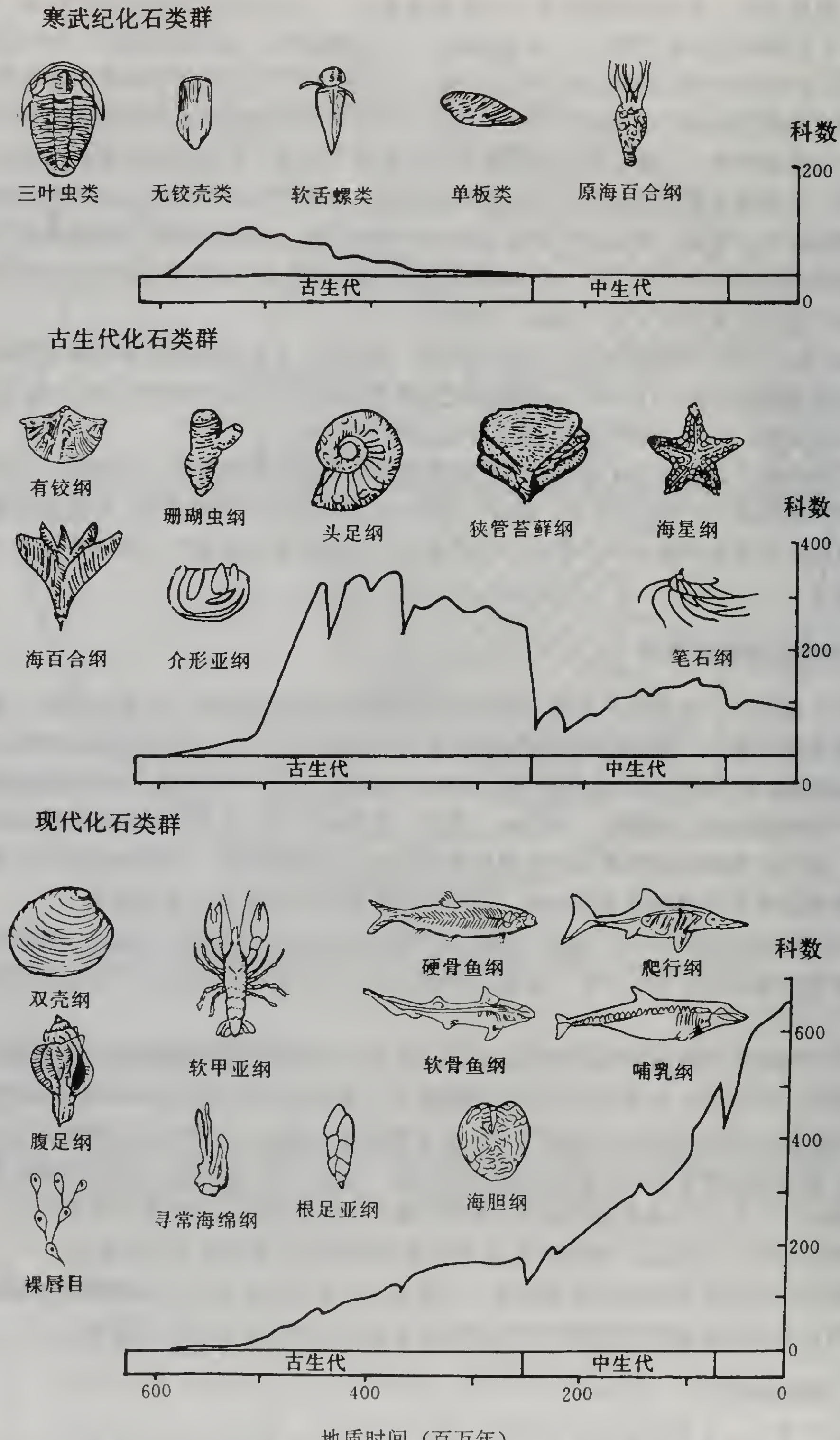


图 5-4　寒武纪化石类群（Cambrian fauna）、
古生代化石类群（Paleozoic fauna）和现代化石类群（Modern fauna）（Sepkaski 1981）

关于大规模灭绝的假说有物种极度特化（over specialization）、疾病和灾变等。众所周知，推测得最多的莫过于白垩纪结束时恐龙灭绝的原因。有人猜测恐龙消失是由于恐龙的体型过大。然而，白垩纪结束之前，恐龙的数量已经大大减少，但直到恐龙时代的最后一刻，在自然界仍然同时存在着体型极大的和体型很小的恐龙，显然，恐龙不是由于体型过大而消失的。也有人猜测恐龙可能由于感染了一种传染病而死绝。如果恐龙是由于感染了一种传染病而灭绝的话，根据我们今日的经验，一种流行病通常只感染一种或数种动物。不可能同时感染许多不同种的动物。还有人认为突发的高强度宇宙射线，曾使地球磁场消失，是导致恐龙灭绝的致死原因。然而，恐龙灭绝时，大洋中的海葵类和能游水的爬行类也灭绝了，这些动物生活在水下，海水层能够屏蔽宇宙射线。

关于恐龙灭绝的原因，赵资奎（1978）提出了恐龙蛋壳变薄假说。在山东莱阳和广东南雄发现的上白垩纪各类恐龙蛋壳化石中，发现随着土层深度的变浅，恐龙蛋壳化石变薄。在法国南部发现的上白垩纪的恐龙蛋壳化石中，也发现了相似的现象。可能由于生态环境条件的变化，如某些食物的消失、气候变冷等，影响了恐龙体内的生化过程，使恐龙产下薄壳蛋或软壳蛋，无法孵化，从而导致恐龙灭绝。在最近 20 年中，特别是近 10 年来，灾变说又重新抬头，几位美国人针对白垩纪/三迭纪的恐龙灭绝提出了陨石撞击说。他们认为一颗大陨石撞击了地球，产生了全球性尘埃，使依赖阳光生存的绿色植物无法生存，从而导致恐龙灭绝（Alvarenz 等　1980）。相应的证据是白垩纪/三迭纪地质层中发现了富含铱的地层，地球的地壳中铱的含量稀少，而宇宙星球中铱的含量丰富。这些铱可能来源于陨石。可是，数年之后，人们在全球发现了许多含铱的地层，铱与大灭绝事件之间并无逻辑关联。陨星溅落假说似乎也难自圆其说。关于恐龙灭绝的原因还有火山爆发说等（见第 8 章）。

有人提出了“机会论”以解释物种的周期性灭绝，他们认为物种的周期性灭绝取决于许多前提条件（张昀　1989）。这些前提条件必须同时具备，缺一不可。以概率形式表示，周期性灭绝的发生概率 Pe 等于其前提条件概率 p1，p2，…pn 之和：

$$Pe = p1 + p2 + p3 + \cdots + pn$$

从 35 亿年前原核细胞生物的出现到 20 亿年前真核细胞生物产生，间隔了 15 亿年。尽管地球上已经有了温度和盐度适宜的海洋，生物本身也具备了进化的潜力，但是，真核细胞生物生存需要氧气，并且，真核细胞生物对紫外线敏感。于是，直到 20 亿年前，大气中自由氧积累，臭氧层出现，真核细胞生物才出现（Folsome　1979）。

还有一种假说为“危机论”。即在一定的环境条件下，生物进化到一定阶段达到极限，如果不继续演化，生物系统将不可能继续生存。“生存危机”是一种强选择压力，可能引起生物演化的飞跃。生物本身存在克服危机的预适应机制，如生物化学演化中的“组织化危机”、“复杂性危机”，早期生命起源中的“食物危机”等（Nitechi　1981）。

也许我们在寻找一个并不存在的原因，物种灭绝是一个自然事件，只要物种中个体的死亡速率超过了个体的出生速率，就可能导致物种灭绝。物种大灭绝是物种的灭绝速率超过了物种的形成速率。另外，生态系统中关键种的消失也可能引起物种的连锁灭绝，而这些关键种可能未留下化石，或这些化石尚未被发现。

Janvier 和 Vigne（1995）认为从生物多样性的历史中寻找规律是困难的，而研究第四纪地质史和生物多样性史则可能揭示部分气候周期的原因和人类对生物多样性的影响。因而，研究生物多样性的演化应当从最近的地质年代开始逐步推向远古，而不是从远古反推现实的今天。

5.4 第四纪冰川及其对生物多样性的影响

近 200 万年来，地球的气候变冷。气候的变化不仅影响了植被和动物区系的变化，而且影响了物种的形成，对现代生物多样性格局产生了深刻的影响。

5.4.1 第四纪冰川

有史以来，地球上温暖的时期占 90%以上。可是进入第四纪以来，在全球性大气候变冷的背景下，地球上出现了多次冰期。极地和高山上的冰盖扩大，冰川向中纬度地区和低海拔地区推进，常常覆盖大片的陆地。同时，由于大量的海水结冰，使海平面下降。在第四纪，冰期的周期约 10 万年。

世界陆地 1/3 的面积在第四纪曾被冰川覆盖。在欧洲大陆，冰川曾覆盖到北纬 48 度，在北美洲冰川则南侵到北纬 38 度。北美洲的加拿大和阿拉斯加在第四纪曾多次被冰川所覆盖，其中著名的冰期有 4 次：Nebraskan 冰期、Kansan 冰期、Illinoian 冰期和 Wisconsin 冰期。尽管冰川移动的速度相对人的感觉来说很慢，但冰川南侵时，冻死了植物，占据了野生生物栖息地，改变了野生生物的分布，当气候转暖、冰川向北退缩时又为野生生物让出了新的生存空间。第四纪冰川是决定现代物种分布、形成与灭绝的重要因素，影响了现代生物多样性的格局。

关于冰期形成的原因，人们提出了许多猜测。本世纪 30 年代，南斯拉夫天文学家米兰科维奇（Broecker，Denton 1990）认为，地球轨道偏心率的变化影响了地球表面所接受的太阳辐射量，进而影响了气候，产生了冰期。通过对海洋有孔虫化石的氧同位素分析，发现古温度曲线与米兰科维奇曲线吻合（图 5-5）。米兰科维奇理论已经为进化生物学家所接受（Vrab 1992）。

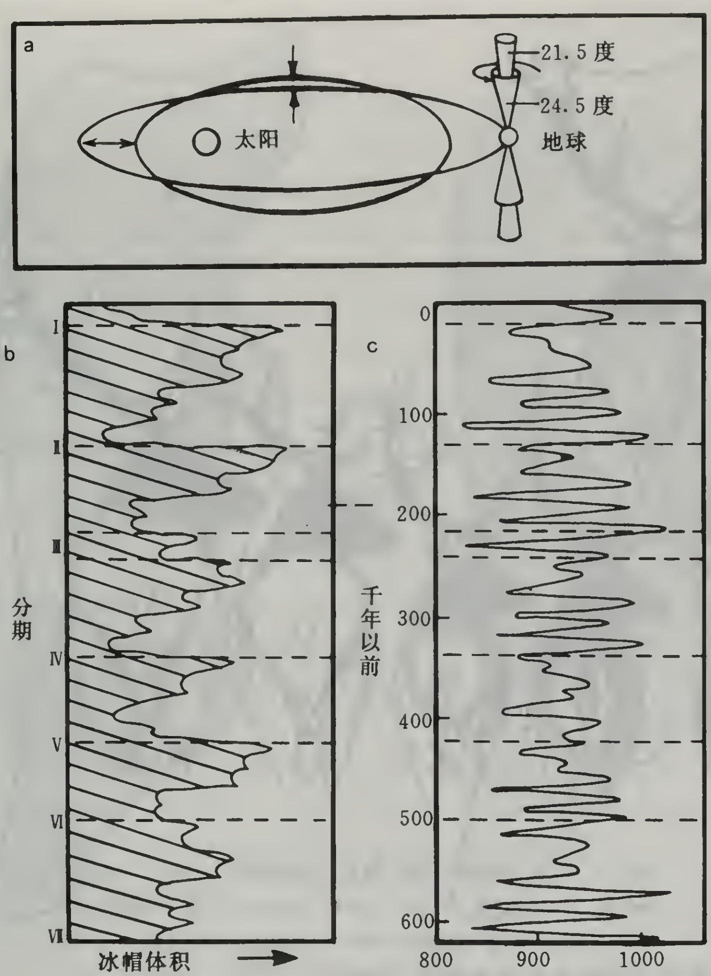
英国气象学家辛普森指出，冰川是由于太阳辐射强度的周期变化引起了地球上降水、气温的相应变化而形成的。当太阳辐射增加时，雪线上升；而当太阳辐射下降时，冰川发生。美国地质学家弗林特（Flint 1971）则认为：第三纪的造山运动加上太阳辐射量的变化引起了第四纪冰川。1994 年，美国加州大学科学家发现，大西洋中海脊上宇宙尘埃的周期性与第四纪冰期的周期性相似，因而，他们推测第四纪冰期与宇宙尘埃有关。

上述理论都试图解释第四纪冰川的形成。但是，要完整地说明第四纪冰川的成因，仍需要寻找直接的证据。发生在第四纪这一相对较短的地质时期中的复杂气候变动，是已经结束还是正在进行中？无人能够给出确切的答案。然而，第四纪冰川对现代生物多样性的影响却不胜枚举。

5.4.2 冰期对动植物区系的影响

第四纪冰期发生时，现代生物类群已经形成，地球上所有的动物、植物都经历了冰期，现有的生物是冰期的幸存者。冰期中生活在冰川南缘那些没有被冰川覆盖地区的动物植物区系的变化最明显。

以美洲五大湖地区为例，1.6 万至 1.8 万年前那里曾经密布冷杉林，在最后一次冰期中，该地区为冰川所覆盖。1.2 万年前，冰川开始北退，冷杉林重新回到该地区。植被的变迁影响



冰川周期　　　　夏季光照（cal/cm²/天）

图 5-5 米兰科维奇气候周期（Vrba 1992）

到动物群落，例如，在高纬度地区出现了大面积的针叶林，为贮食性啮齿动物（如红松鼠）提供了可利用的生态位。由于针叶林籽实丰富度有明显的季节性，因此与之相适应的在系统发育中形成了贮藏食物习性的红松鼠、花鼠成为当地动物群落中的优势种类。

冰期中，由于海平面下降而露出水面的海底陆地形成陆桥，为陆栖动物提供了扩散的通道，对于现代生物多样性格局有特别的意义。化石证明，在新生代的大部分时间内，白令海峡形成了连接西伯利亚和北美的陆桥，亚洲和北美洲两地间存在过双向的物种迁徙。

Geist（1986）认为，现在分布于北美的美洲马鹿（*Cervus elaphus nelsoni*）是由于个体扩散机制而形成的。美洲马鹿是现有鹿属中体型最大的，曾被称为加拿大鹿（*Cervus canadensis*）。冰期中，起源于欧亚大陆的马鹿通过白令海峡陆桥扩散到辽阔的北美平原。这些扩散个体的体型较大，具有较强的繁殖、竞争与扩散能力，能从其核心生境向周边的空生境扩散。在竞争配偶时，个体取胜的概率常常与其体型大小呈正比。较大的体型通过遗传漂变和性选择而固定下来，形成了体型大于其母群体的新类群（图 5-6）。

Vrba（1985，1987）认为种群异化与种群扩散是由于物理环境变化和生境替代所造成的。一个物种经历生境替代后可能灭绝，也可能演化为新的物种。生境替代和扩散而造成的种群



图 5-6 欧亚马鹿向北美扩散后的体型变化（Geist 1986）

a. 梅花鹿；b. hangul 鹿（马鹿的一种）；c. Buchara 公鹿（马鹿的一种）；

d. Izubr 鹿（马鹿的一种）；e. 马鹿；f. 东欧马鹿

异化是关于哺乳动物多样性演化的生境理论的核心（Vrba 1992）。

Vrba（1992）曾设想在一个假想的横跨赤道的大陆中，绝大多数哺乳动物物种以生境替代来度过气候周期。这些物种永远生活在相同的生境之中。非洲从赤道到高纬度地区依次分布着森林、稀树丛林、稀树草原和半荒漠这 4 个相邻的生物带。当气候由冷转暖、继而由暖转冷时，特定纬度地区的植被类型发生变化，栖息于植被之中的哺乳动物区系也随之变化。于是，该纬度地区生物多样性也随之发生变化。当冰块覆盖着地球的两极、纬度间的热量分布差异明显时，赤道周围的生物带中物种灭绝和新物种形成的速率较高纬度地区高。气候温暖时，赤道地区分布着大片的森林，草原则分布在大陆的南北两端。森林与草原之间分布着稀树丛林。当气候转冷时，赤道附近的森林几乎消失，稀树丛林与草原的分布区向赤道靠拢，大陆的南北两端出现了冻原。于是，栖息于稀树丛林、草原的动物随着植被的变化而迁移，而栖息于森林之中的动物则由于生境消失而逐渐灭绝。因此，赤道周围的生物带中新种形成与物种灭绝的速率都较高（图 5-7）。

第四纪中，冰期的后退为广布种让出了新的生存空间。例如，Mengel（1964）曾给出了第四纪中一种假想的莺（*Parulidae*）分布区的变化及亚种、种的演化过程。每次冰期中莺都被冰川压缩到北美南端的一隅，形成了一个物种基因库。每次冰期过后，莺又占领了新的生境，周而复始。由于冰期中冰川形成了地理隔离，莺被孤立在大小不等的避难所中，要么适应当地环境，形成新的生态型，要么灭绝，因为被隔离的种群间不能交流基因，于是，新物

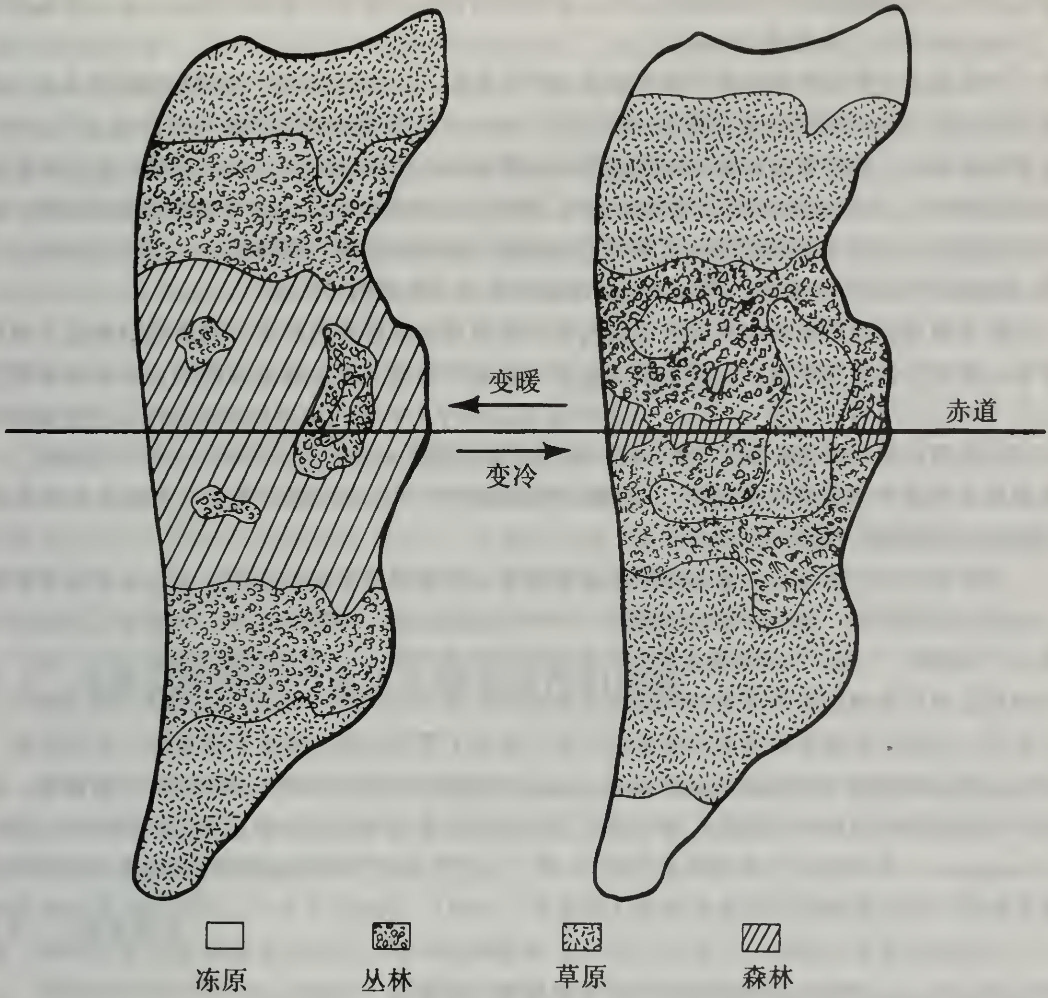


图 5-7　在一个假想的横跨赤道的大陆中，气候周期变化对植被的影响（Vrba　1992）

种形成了。冰川活动无疑促进了莺的多样性的演化。Mengel（1964）推测黑喉绿莺（*Dendroica virens*）就是这样在间冰期占领了北美洲西部辽阔的生境。当冰川向南推进时，北方寒带动物也向南方移动，而冰川消融时，部分寒带动物则向落基山的高山地区移动，于是，冰川过后，许多北方动物就留在了南方的孤立地点。

冰川活动也可能是鸟类迁飞的原因。不过目前尚不清楚鸟类的迁飞是热带鸟类为利用冰川后退留下的空生境，还是温带鸟类为逃避严酷的冬天而产生的行为生态学机制。总之，第四纪冰期对全球的气候产生过深刻的影响，是生物进化历程中的一个瓶颈，作为影响生物多样性的宏观因素，为现代人类社会产生以前的生物多样性格局描绘了基本色调。

5.4.3　第四纪冰川对中国的影响

第四纪冰川也曾深刻地影响了中国，青藏高原以及东部高山都发育过冰川。约 7 万年前，中国沿海海面比现在高 10m 左右，在最后一次冰期的盛期（约 1.5 万年前），中国沿海海平面比现在低 110m 左右，长江口向东移了 600km。由于大陆面积扩大造成气候干燥、降水减少，

华北和东北平原有暗针叶林和草原分布。黄海大陆架分布着稀树草原和森林草原（潘凤英等 1989；杨怀仁，陈西庆 1988）。

庐山是否发育过第四纪冰川尚存在争议（周慕林 1988）。但是，在更靠南的贵州省、湖南省却发现了不少第四纪冰川遗迹（吉汝安 1988）。当时湖南的古气候较现代低 12～14℃。根据孢粉分析，发现湖南境内的长江南岸地区曾有落叶松（*Larix*）分布。局部的地形常常影响植物的分布，如洞庭湖区是冬季季风通道，湘西北、湘东北山区是冬季季风的阴影地带。湘西北张家界地区现在仍有喜热的第三纪孑遗植物：水杉和珙桐。而靠南 4～5 个纬度的城步老山（海拔 1 700m）和酃县八面山北坡却残余着冷杉（张之桐 1988）。

距今约 500 万年前的上新世，中国气候由温转凉，草原面积扩大。唐古拉山地区、渭河平原、华北平原的孢粉组合以草本植物为主。北京地区的一些上新世孢粉组合中，草本植物也占 75%以上（浦庆余等 1988）。此期间发生过两件影响现代中国地貌的大事。一是 248 万年前中国西北黄土高原的黄土开始沉积，晚更新世的黄土南界一直分布到长江中下游地区；二是更新世中期中国东部气候温热，土壤发育形网状红土，现在网状红土已形成红色风化壳（杨怀仁，陈西庆 1988）。

更新世中期气候转冷，高纬度地区冰盖发育，中纬度地区山地冰川扩大，迫使众多的南方型哺乳动物南迁，南方巨猿动物群的不少种类如乳齿象、大陆龟灭绝，多数哺乳动物体型增大（周明镇 1963）。中国晚更新世的植被和动物类群发生了适应寒冷气候的变化。长江下游的低山和丘陵地区则发育着以冷杉为主的针叶林带（刘兰锁 1988）。从 2.1 万年前到 1.2 万年前，芜湖一带的森林为草原植被所代替，相当于现代山西北部的自然景观（浦庆余等 1988）。喜冷的披毛犀（*Coelodonta antiguitatis*）在欧洲和西亚的分布只达北纬 36 度地区，而在中国东部的分布可达到上海一带。主要生活在苔原地带的猛犸象（*Mammuthuo primigenluo*）在欧洲的分布南限是北纬 40 度，而在我国的分布则南达北纬 38 度，说明中国晚更新世气候比欧洲同纬度地区寒冷（周本雄 1978）。在距今 2 万～3 万年间的末次冰期前后，北京地区发育过冷杉——云杉（*Picea*）林等暗针叶林，在末次冰期则发育了以藜科、蒿属（*Artemisia*）和菊科等类群为代表的草原植被（周叔昆 1978）。

进入全新世，中国大部分地区气候转暖。但在全新世中期气候有短期冰暖变化。例如，距今 1.2 万～1 万年前，北京丘陵平原地区植被为以椴（*Tilia*）、桦（*Betula*）和栎（*Quercus*）为主的暖温带落叶阔叶林；距今 1 万年至 9 000 年间，气候转凉，草原植被也重新出现；距今 9 000年以后，气候转暖，北京平原生长着松林，山区分布着森林草原，上海地区则呈中亚热带阔叶林景观。在以后 5 000 年中，除了距今 5 600～5 000 年间的短期低温外，年平均气温比现代高 2～3℃。浙江河姆渡遗址中发现了大象牙齿和犀牛遗骸等，半坡遗址中有獐、竹鼠和貉等动物骨骼，并发现了竹灰和竹节炭，说明现在长江中下游地区的竹子当时曾分布到黄河中、下游地区。距今 3 500 年前，全球气温逐渐降低，北京地区出现了以松属为主的针叶林（李华章，刘清泗 1988）。

据植物孢粉分析，在中国的黄土高原，冰期中曾生长发育着冷杉、云杉林。当气候由冷向暖转变时，该地植被由喜湿的云杉、冷杉针叶林向耐干冷的蒿藜草原转变（杜恒俭等 1979）。

中国第四纪古动物群分为南方型与北方型两大类群。北方型中包括在河北泥河湾出土的长鼻三趾马（*Proboscidipparion*）—真马—剑齿虎（*Meganteron*）动物群，其中近代动物种类如马、象、骆驼、羊等初次出现；也有第三纪末期的残余种类，如后裂爪兽

(*Postschizotherium*)，晚更新世黄土期的马鹿（*Cervus elaphus*）—最后斑鬣狗（*Crocuta ultima*）动物群，包括原始牛（*Bos primigenius*）、驼鸟、纳玛古象（*Palaeoloxodon cf. spelaneus*）、普氏原羚（*Procapra przewalskii*）等，这其中的大多数种类在现代还生存着；在周口店发现的中更新世中国猿人（*Sinanthropus pekinensis*）—肿骨大角鹿（*Megaceros pachyostens*）动物群；第四纪全新世的动物类群则与现代相似。第四纪中国南方动物类群有云南元谋发现的距今 1.7 亿年左右的泥河湾剑齿虎（*Meganteeron nihowanensis*）—最后枝角鹿（*Cervuceros ultimus*）动物群，这些动物绝大部分已经灭绝了；在四川万县出土的大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）—东方剑齿象（*Stegodon orientalis*）动物群，这个群体生活在中更新世，其中大部分种类为现代物种的化石亚种。此外，还在广西柳江、四川资阳等地发现了含真人化石的动物群。中国第四纪哺乳动物的研究多在中国东部进行，西部地区第四纪动物多样性演化尚待深入开展。

在距今 3 万～1 万年前的第四纪晚期，由于冰期气候变冷，海平面下降，台湾曾与大陆相连（见第 21 章）。地质学研究也证明中国东部海平面在 1.5 万年前下降到一个低点，比现代海平面低 140～160m（杜恒俭等　1981）。从整体上看，第四纪晚期澎湖海沟的古动物群与江淮平原相似，说明第四纪冰期曾经影响到华东和台湾的动物区系。

5.5　青藏高原隆升对高原生物多样性的影响

第四纪中，中国的宏观环境发生了较大的变化，如青藏高原的隆升、早更新世的大成湖时期、中更新世的大红土时期及晚更新世的黄土高原形成等。但其中对现代中国生物多样性格局影响较大的是青藏高原的隆升。

5.5.1　青藏高原

中国的西南部突兀屹立着一个地势高峻的地理平台，其面积为 192.2 万 km^2，平均海拔约为 4 000m，其南北两侧为连绵横亘的陡峭山峰，这就是举世闻名的青藏高原。青藏高原的南缘为喜马拉雅山，全长 2 400km，宽约 200～300km，主峰为珠穆朗玛峰，海拔 8 848m。喜马拉雅山系的南侧地势陡峭，从珠峰峰顶到恒河平原落差约 6 000m。喜马拉雅山系的南部降雨量充沛，而喜马拉雅山北麓地势较平缓，从山顶到河湖平面的落差约 1 000～1 500m。喜马拉雅山中段和西段的北麓处于雨影区，降水稀少。青藏高原的北缘是阿尔金山，东缘是祁连山。高原上由南至北依次排列着冈底斯山、喀喇昆仑山、唐古拉山和昆仑山等山脉。高原上，大小湖泊星罗棋布，达 878 个，面积为 37 167km^2。高原的外流河有长江、黄河、澜沧江、雅鲁藏布江等十余条，总流量达 2 975 亿 m^3。

青藏高原地势高，终年积雪，与终年冰雪覆盖的南、北两极相似，故被称为世界第三极。由于高原阻断了来自印度洋的暖湿气流，因此造成高原上雨量分布特异。研究表明，青藏高原不仅影响了北半球的大气环流，在夏季其影响可能远达赤道地区。

青藏高原隆升前是古地中海的海底。据电子计算机模拟分析，现代冬季存在于西伯利亚地区的冷高压在青藏高原隆升前并不存在，现代印度地区的夏季低压也不存在。当海底抬升、部分露出水面时，现代的青藏高原地区的古气候是湿热型气候，当海底全部露出洋面时，古气候是干热型。但当时青藏高原地区夏季盛行西北气流，冬季盛行偏南气流（中国科学院青

藏高原综合科学考察队 1984)。

青藏高原的最初隆升始于晚白垩纪，那时，印度板块与欧亚板块全面碰撞，在印度板块的推挤下，现在的青藏高原及相邻地区逐渐隆升。但在中新世中期到上新世末(1 500 万年～280 万年前）青藏高原的隆升较缓慢，上升不超过 200m，平均每年上升约 10mm。进入第四纪，青藏高原多次隆升。有人认为最近一次隆升发生在距今 3 万年前（朱允铸等 1994)。

青藏高原也存在过冰期。从柴达木盆地进行的孢粉研究结果与深海钻探所获得的晚中新世以来的气候变化资料十分吻合(朱允铸等 1994)。将 400 万年前至今的气候冷暖变化周期和干冷、温湿趋势进行组合，可划分出 6 次较大的冰期与间期，与我国其他地区的冰期相仿，其自晚中新世以来的气候变化也与世界其他地区相似。

5.5.2 青藏高原隆升对生物多样性的影响

第三纪末、第四纪初青藏高原的隆升影响了高原地区的生物物种分布和多样性。但是，由于青藏高原抬升较晚，距今仅 200 万～300 万年的时间，其最近的抬升是 45 万年前，因此高原动植物区系演化分异多见于种、属阶段。目前，在青藏高原的植物、鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类中，尚未发现分布于青藏高原的特有科。在昆虫中迄今也尚未发现仅分布于青藏高原的特有科。青藏高原特有的植物属有画笔菊属（*Ajaniopsis*)、球菊属(*Bolocephalus*)、藏瓜属（*Indofevillea*)、翅果蓼属（*Parapteropyrum*）和冬麻豆属(*Salweenia*)等 5 个属，加上喜马拉雅地区特有属、西藏和横断山脉特有属和西藏与中亚特有属，则青藏高原植物共有特有属 36 个，约占西藏种子植物属的 4.37%（陈伟烈 1988)。

当侏罗纪海浸结束后，西藏古陆植被是以苏铁——本内苏铁类，如布契角羽叶（*Zamiophyllum buchianum*)、毛羽叶（*Ptilophyllum cf. boreale*)、腹羽叶（*Zamites cf. hoheneggeri*)等为代表的古裸子植物群，反映了当时干热的热带和亚热带环境。到始新世，西藏南部发育着以桉树，如窄叶桉（*Eucalyptus angusta*)、盖氏桉（*E. geinitize*）为主的亚热带硬叶常绿阔叶林。那时西藏的气候仍相当于现代的南亚热带。到了上新世末，西喜马拉雅山、冈底斯山和喀喇昆仑山等山脉的隆升阻断了来自印度洋的季风，于是西藏气候变得干旱，山间盆地出现了中生草甸和旱生草原植被，但山坡仍为森林覆盖(李渤生 1988)。在藏南生活着吉隆短耳兔（*Ochonatona gyirongensis*)、吉隆三趾马（*Hipparion gyirongensis*)、西藏大唇犀（*Clilotherium xizangensis*）和葛氏羚羊（*Gazella gaudryi*）等森林—草原型动物群（计宏祥等 1980)。在第四纪冰期和间冰期，青藏高原森林与草原、荒漠植被交替出现（李渤生 1988)。

西藏哺乳动物特有种约 33 种，如白唇鹿（*Cervus albirostis*)、马麝（*Moschus sifanicus*)、高原兔（*Lepus oiostolus*)、高原松田鼠（*Pitymys xanthotis*）等，占西藏哺乳动物种数的 26% 左右。然而，青藏高原的特有哺乳动物属仅藏羚（*Pantholops*）一属。牦牛是适应高寒生境的牛科动物，但其分类地位为牛属中（*Bos*）的一亚属（*Poephagus*)。高原隆升对鼠兔多样性产生的影响最显著。现存 16 种鼠兔中，有 9 种分布于青藏高原。高原上的鼠兔脑颅鼓凸，栖息于海拔 3 000m 以上的鼠兔的头骨具孔，据推测是为适应空气稀薄环境，减少颅内压。高原隆升使得新的鼠兔种的形成速率加快，鼠兔的物种多样性上升（冯祚建等 1986)。

青藏高原还可能是人类的起源地。在青藏高原全境都发现了古人类遗迹，1990 年 7 月在可可西里地区则发现了晚更新世的旧石器(胡东生，王世和 1994)。中新世中期，青藏古陆上湖泊星罗棋布，岸上分布着森林，适宜于森林古猿生存。可可西里地区的古人类多以湖湾

河边为主要栖息地。进入第四纪后，由于高原隆升，森林消失，古猿被迫下地，走向草原。随着高原的隆升，人类逐渐向低海拔地区和河川地区迁移、扩散，形成了今日的分布格局（朱允铸等　1994）。

关于青藏高原的生物区系的起源、演化，存在着两个学派。一派认为，第四期冰川完全毁灭了青藏高原的生物区系，青藏高原的现有植物区系是高原周边地区向高原核心地区迁移而形成的。另一派则认为高原的生物区系起源于高原本身，高原隆升导致了青藏地区生物区系变化和生物多样性演化。中国学者多同意第 2 种观点，吴征镒考察研究了青藏高原植被后，赞同第 2 种观点；冯祚建等（1986）研究了西藏的哺乳动物区系后，也同意第 2 种意见。曹文宣和陈宜瑜等研究了青藏地区的裂腹鱼亚科（*Schizothoracinae*），找到了裂腹鱼多样性演化与青藏高原隆升的关系，更进一步证明了青藏高原的生物区系起源于高原地区，高原隆升导致了生物多样性的演化。

裂腹鱼演化与青藏高原隆升

关于青藏高原区生物类群演化与青藏高原隆升之间关系，研究得较透彻的是青藏高原的鱼类。鱼类一般生活在较封闭的环境之中，如河流、湖泊，因此是研究生物类群演化的好材料。青藏高原的鱼类组成单纯，主要由鲤科的裂腹鱼亚科、鳅科的条鳅亚科构成（曹文宣等　1981；武云飞等　1991），其中以裂腹鱼亚科的研究最具特色。根据化石资料，亚洲在渐新世才出现鲤科鱼类。今天青藏高原的低海拔、温暖地区仍生活着鲤科裂腹鱼亚科鱼类，如墨脱四须鲃（*Barbodes hexagonolepis*）。青藏高原以外的从第三纪以来有鲃亚科鱼类分布的地方，从未发现裂腹鱼类，而在青藏高原地区却分布着裂腹鱼亚科 10 个属中的 8 个（曹文宣等　1981）。显然，裂腹鱼多样性的演化与青藏高原隆升之间存在着密切的关系。

曹文宣和陈宜瑜、武云飞等人在 70 年代和 80 年代曾多次深入青藏高原，系统地研究了裂腹鱼的演化。根据体鳞的有无、下咽齿行数和触须的有无，他们将裂腹鱼划分为原始类型、特化类型和高度特化类型。原始裂腹鱼全身或局部被鳞，下咽齿 3 行，触须两对或 1 对，如裂腹鱼属（*Schizothorax*）、裂鲤属（*Schizocypris*）和扁吻鱼属（*Aspiorhynchus*）；特化的裂腹鱼体鳞局部或全部退化，下咽齿 2 行或 1 行，如重唇鱼属（*Diptychus*）、裸重唇鱼属（*Gymnodiptychus*）；高度特化的裂腹鱼体鳞全部退化，下咽齿 2 行或 1 行，无触须，如裸鲤属（*Gymnocypris*）、尖裸鲤属（*Oxygymnocypris*）等（曹文宣等　1981）。

高度特化的裂腹鱼类群主要分布在青藏高原的核心地区和河流上游地区，原始类群则主要分布在青藏高原边缘的低山地带。在高度特化类群与原始类群之间点缀分布着特化类群的裂腹鱼（图 5-8）。

第三纪末期开始，随着喜马拉雅山脉的运动，原来适应温暖气候的鲃亚科鱼类由于地理隔离逐步演化为适应寒冷气候的原始裂腹鱼化石，其地层的年代为中新世（武云飞，陈宜瑜　1980）。当时，喜马拉雅地槽闭合，古地中海东部与东南部的“西康群山”隆升（任纪舜等　1983）。当青藏高原隆升到一定高度时，喜马拉雅山脉阻断了南亚次大陆与青藏高原的物种交流。高原抬升过程中，高原盆地中的近裂腹鱼化石的鱼类大部分灭绝，部分演化为原始裂腹鱼。第四纪高原急剧抬升后，印度洋暖湿气流无法深入高原腹地，高原气候变冷，于是，出现了适应穴居、杂食性

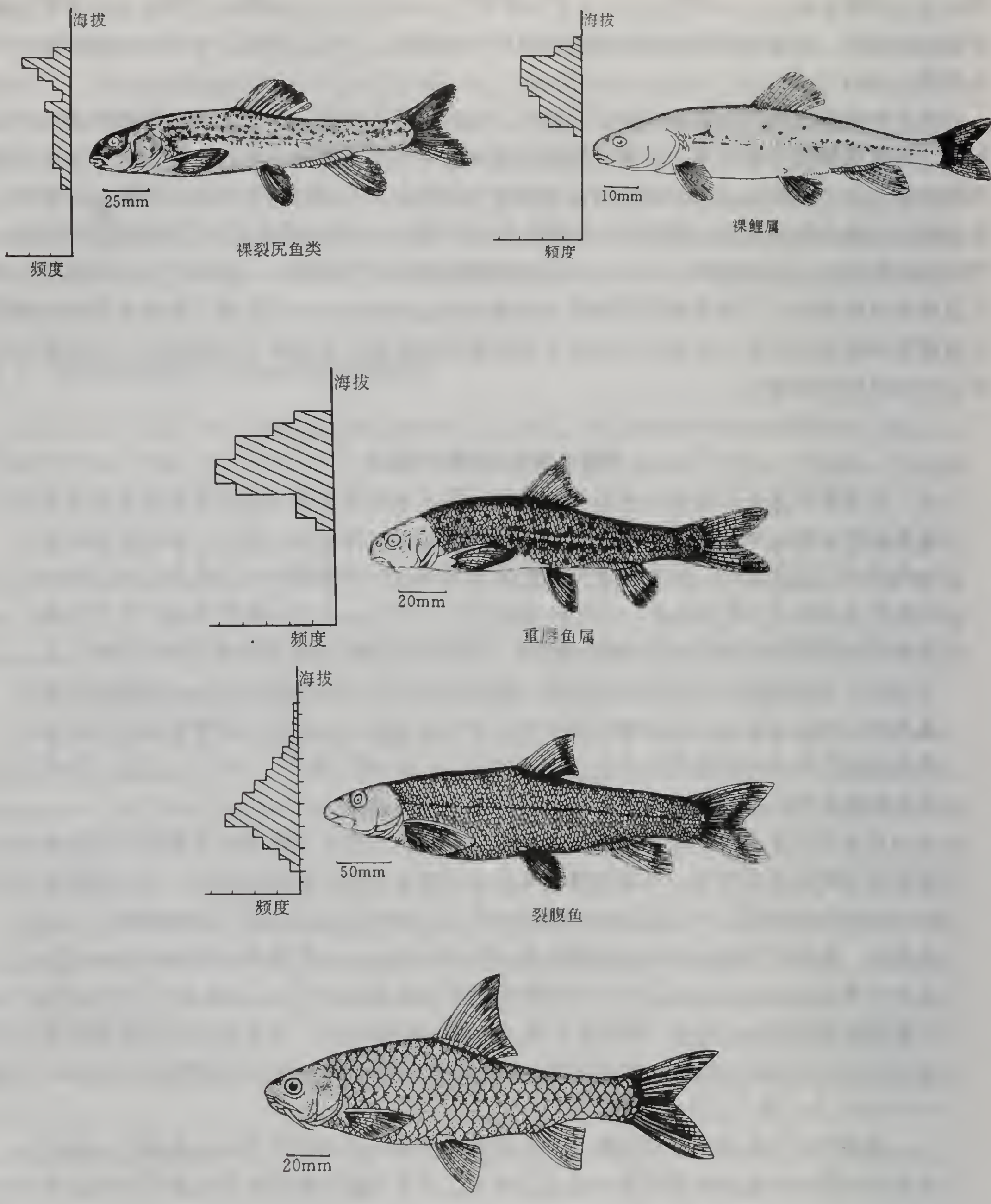


图 5-8 青藏高原区裂腹鱼分布与海拔关系

高度特化的裂腹鱼类型，这类裂腹鱼不再需要用触须探寻食物。裂腹鱼类多样性演化与青藏高原大抬升过程相对应，形成了截然不同于地球上其他地区的鱼类多样性(张春光 1995)。

回顾了影响生物多样性的宏观因素之后，可以看到生物多样性处在不断的变化之中。宏观环境的变迁影响着生物的生存和物种的演化。陆地形成、造山运动、大陆漂移、气候周期和大陆碰撞都是生物多样性演化的契机。尽管地质变化和气候周期在今天仍在继续着，仍在影响今天的生物多样性，然而，人类活动对生物多样性的格局和演化方向起了决定性的作用。

第 6 章　物种与物种形成

物种概念一直是生物学领域中关键问题之一。在我们谈论物种形成之前，需要了解什么是物种，也就是说需要对物种有一个明确的定义。达尔文发表著名的《物种起源》后 130 多年来，关于物种的定义仍然存在非常激烈的争论。下面我们先从物种概念着手，简单回顾一下历史上围绕物种概念的一些研究进展，在此基础上探讨有关物种形成的若干问题。

6.1　物种

6.1.1　物种概念

6.1.1.1　本质先于存在论者的物种概念

本质先于存在论者的物种概念（the essentialist species concept），即每一个物种由它的不变的本质（essence 或者 *eidos*）形成特征，并通过一个明显的非连续性与其他物种分开。本质先于存在论假设非生命的和生命的多样性是数量有限的不变万物的反映（Hull　1975）。共有相同本质的物体属于相同的物种，而相同本质的存在则以表型相似性为基础。因此物种简单地被定义为与属于其他物种的个体不同的相似个体的类群。持这种物种概念的人相信物种代表了生物的不同类型，个体相互之间没有任何特殊的关系，它们仅仅是相同本质的表达，而变异是本质的不完美表现的结果。

相似性标准（similarity criterion）在实践中常常是差异程度（degree of difference）标准，应用本质先于存在论者的物种概念时存在下述困难：①没有证据说明潜在的本质对生物中明显的非连续性负责，即我们既没有办法确定什么是物种的本质，也很难知道两个个体是否共有相同的本质，因此常常无法将本质作为一种定义物种的尺度；②很难解决显著的多态性（polymorphism）现象。一般而言，对于那些非常相似、共享相同性状的生物，我们可以做出它们是相同物种的假设，但当相似性标准应用在高度变异的生物时，则这样的推断相当不可靠。有大量事例说明，在自然界中明显不同的个体可能通过它们的繁殖习性或者生活史证明其属于同一个生殖群落。如我们遇到性二型动物的雌雄差异，或者无脊椎动物的幼体和成体差异，或者在一个物种中经常发现的明显不同的变异体时，我们如何对待拥有这些差异的个体呢？根据相似性标准推断物种的方法无法处理显著的性和年龄方面的变异，无法处理任何形式的多态性；③在生物学上（行为、生态学等）明显不同、而且生殖上相互隔离的类型却不能在形态学上区别开来（如伴种）。

本质先于存在论者的物种概念也被叫做形态学物种概念（morphological species

本章作者：黄大卫

concept)，因为形态差异程度被用做决定特定个体是否属于相同或者不同物种的标准。

6.1.1.2 唯名论者的物种概念

当完整性和连续性（plenitude 和 continuity）概念统治西方思想界时，包括物种在内的非连续系统学阶元概念（systematic categories）处于不利地位，哲学家求助于物种的唯名论定义。唯名论是一个中世纪的哲学学派，它拒绝本质先于存在论者的概念，即相似的事物共有相同的本质。相反，唯名论主张所有相似事物的类群所共有的仅仅是名称。根据唯名论者的物种概念（the nominalistic species concept)，物种完全是人为的，是存在于生物学家脑子里的具有相同名称的生物集合体，不是自我组织及在自然界发生的真实实体。如果确实是这种情况，那么从一个物种到另一个物种的变化（物种形成）就不可能是真的，因为物种本身并不被认为在任何意义下存在。在唯名论者的物种概念下，有人认为只有个体，而没有界、纲、属或者物种等分类阶元。唯名论者的物种概念显然对现代生物学的物种概念没有太大影响。

6.1.1.3 达尔文的物种概念

从 19 世纪 30 年代到 50 年代，达尔文关于物种概念的转变成为持续了一个世纪的争论的基础。在 19 世纪 30 年代，达尔文的物种和物种形成概念几乎完全取决于动物学证据。他相信物种的维持靠的是生殖隔离。他认为物种概念与杂种性（hybridity）无关，是一种保持分隔的本能动力，当这些动物成为不同的物种时，这种动力无疑要被克服，否则就不会有杂种产生。两个物种相互不同，显然是一种本能，这种本能防止了繁殖的产生。他认为那些基本具有不变性状的生物与其他具有非常相近结构的生物一起构成一个物种。因此同一物种很少在任何外部性状上不同。因此，达尔文的物种概念与现代生物学物种概念非常相近。

达尔文在《物种起源》中认为，物种仅仅是为了分类学家的方便才发明的，因为物种持续进化使它们不能被定义，它们纯粹是分类学家的任意指定。根据达尔文对物种的这种理解，生物学家不必再为物种是什么而争论了，达尔文此时也不再试图定义物种，他将物种处理为表现差异程度的纯粹模式概念。在这个时期，没有充足的证据表明达尔文相信物种存在生殖相互隔离。在《物种起源》中，达尔文在物种渐进起源（gradual origin of species）的框架下讨论物种。假如物种真的是被“无桥中断（bridgeless gaps)”明确地限定和分隔，那么物种怎样才能通过自然选择成为渐进变化（gradual change）的结果呢？唯一的策略就是否认物种的独特性。要在理论上支持这种观点，就得通过差异程度而不是靠生殖隔离来定义物种。

6.1.1.4 生物学物种概念

第一次描述和定义生物学物种的作者可能是两位昆虫学家 K. Jordan（1896；1905）和 Poulton（1903)。Poulton 将物种定义为“一个杂交集群，是有性生殖的”；Jordan 则论述道：靠血缘关系联接的个体在一个区域中形成一个单独的动物区系的单位，这种单位构成一个区域的动物区系，相互之间被没有任何东西联接的中断所分隔。直到 19 世纪 40、50 年代前，没有人对生物学物种概念做出明确定义。

Mayr（1942）这样定义物种：物种是实际的或者潜在的杂交自然种群的类群，这些种群在生殖上与其他这样的类群相隔离。后来，Mayr 重新定义了生物学物种概念：物种是在自然界中占据特殊生态位的种群的一个生殖集群（在生殖上与其他物种相隔离）（Mayr 1982)。显然，这个概念被叫做生物学物种概念，不是因为它讨论生物学的分类单元，而是因为物种定

义是生物学的，完全不能应用于非生物的种类。这个定义并不指导人们如何确定物种分类单元的界线，它允许人们决定分类单元的阶元等级。正如 Mayr（1982）指出的那样，接受生物学物种概念需要 3 个方面：首先是将物种想象为种群（或者种群团）而不是模式，即从本质先于存在论到种群思想的转变；其次是不用差异程度，而是通过独特性即生殖中断定义物种；第三，不是用本能属性（intrinsic properties），而是用与其他共存物种（co-existing species）的关系定义物种，这种关系既表现在行为上（与其他共存物种不能杂交）也表现在生态学上（非致命竞争）。

在生物学物种概念的定义中生殖隔离是最重要的。那么隔离是如何产生的？这个问题随着隔离机制（isolating mechanisms）概念的发展而得到逐步解决。这个概念的开始可以追溯到 Buffon 的不育标准（sterility criterion），这个标准直到 20 世纪在植物学家之间仍很普遍。然而，动物学家，特别是鸟类学家和蝴蝶专家观察到，在自然界中的不育阻障（sterility barrier）在动物中极少被检验，而同种性（conspecificity）通常通过行为相容性（behavioral compatibility）来决定。随着时间的推移，人们发现了越来越多的防止物种杂交的方法。例如生育季节和开花季节的不同，再如占据不同的生境等。隔离机制可以分为两大类，地理的和生理的（Dobzhansky　1937a）。虽然 Dobzhansky 相信地理隔离与生理隔离在不同的水平上，但他不赞成仅仅后者是物种的真正属性。Mayr（1942）将术语“隔离机制”限制在物种的生物学属性上，特意排除了地理阻障。但隔离机制仅仅能提供种群的完整性，并非每一个单个个体。

占据特殊生态位是物种的另一个重要特征。早期的博物学家也观察到，物种被限制在一定的生境中，每一个物种适合于一个特殊的生态位。David Lack（1947）将雀科鸣禽的嘴的大小作为识别物种的性状，同时认为其是对物种特异食物生态位的适应，因而成为一个隔离机制。达尔文相信物种的地理范围大体上由物种竞争者的界限来决定。Van Valen（1976）试图基于生态位占据（niche occupation）来定义物种：物种占据一个与在它的范围中其他任何线系最小不同的适应带。这反映了竞争排斥原理（competitive exclusion principle），但作为一个物种定义，它不是容易实践的，因为在两个物种之间发现最小的生态位差异常常相当困难。此外，许多物种其生活史的不同阶段（如鳞翅目的幼虫和成虫）食性不同，活动的空间不同，占据不同的生态位，它们的这些不同发育阶段不能区分为不同的线系和物种。事实上，生殖隔离和生态位占据是物种的两个方面，除了并域的物种外它们不是相互排斥的。仅仅当生殖隔离标准无法使用时，如在无性生殖系的情况下，人们才应用生态位占据的标准（Mayr　1969）。生殖隔离的重要生物学意义为适应于特殊生态位的基因型提供了保护。

物种形成过程不是单靠隔离机制的获得就能完成，它与潜在的竞争者共同生存的适应性的获得也很重要。密切相关的物种的并域分布格局（parapatric distribution patterns）的巨大频率，说明一个物种侵入潜在的竞争者的领地很困难。地理上接触但不重叠，而且很少或者从不杂交的种群或者物种是并域的。在这种情况下，一个物种在分隔线的一边占优势，而另一个物种在分隔线的另一边占优势。但在缺少成熟的隔离机制时，并域现象（Parapatry）也可以通过交叉不育（cross-sterility）引起。

生物学物种概念受到了来自各方面的批评。生物系统学中的两个现代学派对于这个概念的有用性提出了疑问。表型分类学家（Sokal，Crovello　1970）在大量操作基础上对其提出挑战，断言在生物学物种概念的定义中没有任何本质的东西允许所有生物系统学家在实践中鉴定特定的物种。什么是物种这个问题，确实不同于我们可能采纳的识别物种的方法。物种是

什么是一个本体论问题，而如何识别物种则是一个认识论问题。尽管如此，基于生殖行为而背离表型特征的生物学物种概念常常被用于识别其他级别的分类单元。

在某种意义上，关于物种本质的争论似乎仅仅是强调的重点不同：大多数生物学家同意至少在相同性别中，一个物种的成员之间较之其他物种成员之间更相像。因此物种的内涵与某些生物共有的表型相似性有关，而这些相似性将它们与相近的生物区分开。同样明显，有性生殖生物在一个生物集群中可以发现合适的性伙伴，而在这个集群之外则不能发生成功的交配。此外，支持生殖过程的基因复制引起生物与它们的亲代相似并进一步导致维持在生殖集群（即物种）内的表型相似性。因此，有性生物的交配能力强烈地关系到物种可能是什么的任何思想，甚至被作为最基本的判别标准。

生活在相同的时空中（同域地，Sympatrically），成功的性生殖成为一个清楚地区分形态学类群的压倒一切的标准，如果发生交配，且仅仅严格限制在某个类群的成员中，这个类群通常似乎可以由一些形态学性状确定界线，这些性状中某些性状与生殖有关（生殖属性），而其他性状则与生殖没有直接关系（表型属性）。物种作为生殖生物的聚类或者作为表型相似生物的聚类，通常两者之间有密切的一致。然而，人们注意到，在表型相似性勾画的类群和靠生殖行为识别的类群之间，有性生殖的动物比植物一般表现出来更大的一致性。特别是植物的许多类群形态上表现独特，但通常自由地与其他基于形态区别的“物种”杂交。因此，植物学家反对把物种作为生殖集群（生物学物种概念），这种情况在过去五十多年中，在对动物的进化生物学的研究中非常普遍。

如上所述，在同域情况下，作为形态学上有独特差异的生物类群的物种和作为生殖集群的物种之间通常有最大程度的一致，但这样的一般性规则也存在着例外。伴种（sibling species）就是这种例外。伴种由表型性状几乎一致，即拥有极大的形态相似性的同域生物构成，但如果进一步检查，有关生殖方面的证据可以证明包含两个甚至更多的分隔开来的群落。在形态学上，也许甚至在生态学上，伴种可能是一致的，至少非常相似，以至于它们作为单独的生殖集群的位置最初可能被忽略。

当比较来自不同地方（异域的，allopatric）和不同时间（异时的，allochronic）的生物时，问题就变得复杂了。一些生物学家相信联合生殖集群状态（joint reproductive community status）能用来推断异域种群（allopatric populations），将形态上差异非常明显的两个种群归于相同的物种。相反，许多系统学家则将差异显著的异域种群识别为不同的物种，即使有证据表明这些异域种群具有杂交能力。这些不一致的看法表明，生物学家对物种本质上是什么问题的看法差异很大，即将物种作为生殖集群对待还是作为主要靠共有的表型性状而分到一起的生物类群看待。

6.1.2　物种的真实性

自从林奈（1758）《自然系统》发表后，博物学家在 3/4 个世纪中从事植物和动物的考察、描述和分类。林奈自己认为物种和更高级的分类单元是真实的。他的基本观点是，保留许多物种作为造物主最初形成的形式。然而林奈后来确实承认在物种之间可能有关联，即某些物种可能衍生于其他一些物种。达尔文在《物种起源》中的主要任务是建立下面的思想：生命具有长期的历史；在一个祖先和革新的后裔的骨架下，所有生物相互联系；随着线系分支的表型革新和时间的推移，后裔加入到生命血缘树的不同分支上。在物种之间的过渡变化肯定存在，即进化带来从祖先到后裔物种的演变。达尔文没有否认物种在自然界中是真实存在的。

显然，绝大多数生物学家承认物种是客观存在的，否则，物种形成就不会成为生物学研究领域中的一个重要议题了。

进化变化发生在生殖上相互作用的生物线系内，在时间的长河中留下了亲代祖先(parental ancestry)和后裔之间历史的骨架。物种不是生物学家任意指定的，它们的边界能够被清楚地确定，并且反映了自然构成。依靠在时间的长河中表型变化的积累，生物学家将进化着的线系分成或多或少在组织结构上一致的较小单元，把它们叫做物种。因此，物种在时间上的任何一点上都足够真实。在同域情况下，生物很容易地被归类为自我定义的生殖集群(reproductive communities)，非常明显地与其他生殖集群不同。一个生殖集群中的生物与其他生殖集群相比，他们的成员相互之间更密切地相似，特别是当这种相似性比较被限制在相同性别或者年龄的类群时更是如此。物种基于生殖群落的定义，补偿了性二态 (sexual dimorphism) 和在生命历史中存在表型差异显著的个体发育阶段的影响。

另一方面，祖先物种演变、变化或者最终进化到后裔物种的进化过程似乎没有止境，因此，物种在时间的尺度上不可能是可识别的分散实体，并且最终不能被认为是真实的。这种观点继续被一些著名的生物学家如 Bock (1979，1986) 所接受。

进化生物学致力于理解生物界表型多样性的原因。自然选择是表型属性一代接一代变化的机制，可以帮助理解在这种属性中的停滞和变化。许多生物学家注意到达尔文 (1859) 没有在他的《物种起源》中真正研究有关物种的起源问题。达尔文著作的大部分涉及到描写进化历史，研究在线系内生物表型性状的连续和累进变化，而非讲述物种如何从另外一个物种变成完全不同的物种。因此，达尔文的物种起源简单地等于随着时间的推移表型变化的增加。如果经历足够的时间和累积足够的变化，如在化石中看到的那样，一个线系上后来成员与以前的成员间的差异大致会达到作为两种联系密切而又独立的成员的程度，那么，按照达尔文的理论可以说一个新的物种已经从一个祖先物种衍生出来。对于古生物学家而言，如果化石记录完整，由中间年代的标本完全记录了变化的所有阶段，则他们必须任意地决定在哪里划线，在这个线上祖先物种不再存在，即已经变化到它的后裔物种。

在考虑同时种 (contemporaneous species) 时，达尔文 (1871) 也认为物种是永久的变种(permanent varieties)，它们变得与其他这样的变种在生殖上隔离开来。在理解进化历史中适应性变化的发生和累积时，这种见识非常有价值。因此，在某些范围中，达尔文认为物种是短命的东西，与时间的流逝有关。在另一些场合下，他认为物种比变种 (varieties) 更重要、更稳定 (永久的)。变种在生殖上并不相互隔离 (即在一个单独的生物学物种之内的种群)，与那些已经成为独立的和明显的生殖集群即独立的物种相比，变种很少能坚持可识别的、原封不动的形式。

6.1.3 物种的非连续性

Dobzhansky (1937，1941) 和 Mayr (1942) 强调动物系统学的两个主题：①多样性(diversity)：意味着表型多样性，是进化生物学最初的也是基本的问题；②非连续性 (discontinuity)：意味着表型多样性的平滑连续区的断裂，这种连续区是通过自然选择得到的适应变化的积累结果。

很少有生物学家注意到达尔文建立的第 2 种论点，即在相互密切关联的同时种之间存在明显的非连续性。许多生物系统学家看出非连续的地理分布的重要性，这种分布的非连续性与分异明显但仍然密切相关的成对或者成群的物种的表型的生殖非连续性相互依赖。由地理

隔离引起的生殖非连续性自 19 世纪中叶以来就是进化生物学特别是生物系统学中的一个论题。

非连续性能够通过过渡物的简单灭绝而产生。一个血缘系统中产生分支的行为（线系的分裂 lineage splitting）与在每一个线系内组份的不断变化一同发生，在这样的血缘系统中灭绝可能终止许多过渡分支。但 Dobzhansky 和 Mayr 都认为，现代动物和植物区系中，除了他们所觉察到的物种间的中断之外，必定有除灭绝外的其他因素导致非连续性。由于自然选择产生一个表型多样性的连续区，在那些非常相同的生物表型适应的分布中观察到的中断其基本解释最有可能是生殖中断（reproductive gaps）的结果，这些生殖中断也是一个生物世界构成的标志。表型适应多样性平滑地连续，那些在表型适应的分布方面的中断不是简单的过渡类型的灭绝，而是生殖非连续性的发展，特别是旧生殖集群到新生殖集群进化的一个副产品。

作为生物界结构的基本方面的非连续性概念，仍然是进化思想的主要论点。正如 Dobzhansky 和 Mayr 指出的那样，形态中断（morphological gaps），特别是在后生动物之间的形态中断常常与生殖中断一致。Dobzhansky 和 Mayr 认为，自然选择在表型多样性方面产生了一个平滑的连续区，因此过渡形式必定总是存在，从旧生殖集群形成新生殖集群不是纯粹的简单灭绝，其非连续性即使在密切相关的物种之间也如此明显。

6.1.4　物种的生殖属性和表型属性

生殖属性（reproductive properties）和表型属性（phenotypic properties）的区别是关于物种性质的生物学争论的关键。表型属性与生物躯体的分异、生长和维护有关（生物属性的非生殖方面）。生殖属性则涉及生物的生殖细胞、组织、器官，以及全部或者部分与生殖有关的躯体、生理和行为方面。

生殖属性和表型属性之间存在一些重叠的部分。原核生物在两者之间几乎没有表现出解剖学和生理学上的差异；相反，多细胞生物的生殖线（germ line）与躯体表型分异很大，表现出最明显的区别。达尔文（1871）指出，生物表型的某些方面涉及到多种功能；达尔文也注意到，某些次生性征（secondary sexual characteristics）没有明确的区别，即使原始的性器官本身也是躯体的部分，而且生殖需要消耗能量。此外，在一个哺乳动物体内循环的性腺激素分泌物深刻地影响与生殖无直接或者基本联系的生理学和行为的许多方面。因此，在生物生殖属性和表型属性间无法做出两者在解剖学上完全独立的结论。两者基本的不同点是生殖属性受性选择顺序因素如基本的性器官的支配，这些器官本身则是躯体的部分。大体上讲，表型属性主要与自然选择有关，而生殖属性主要与性选择有关。根据现代种群遗传学，适应被定义为生殖成功的可能性，并被认为是在其他因子中有关表型成功的反映。自然选择是有关表型成功在生物的生殖成功上的影响。

表型属性的优势有助于生殖的成功。一个生殖集群中生物的表型变异能够赋予某些生物一些优点，从而使其优于另外一些生物，如有些动物跑得较快，就会更有利于取食等等。由于自然世界中资源有限，一般而言，一种生物在表型属性上的优点可能对于成功的生殖具有边界效应，即表型上茁壮成长的生物常常是生殖性也很好。因为后代常常与父母相似，所以这些具有表型优点的父母得到的生殖优点可能转移到后代上。

某些表型属性还决定生殖的成功。达尔文（1871）指出，生殖成功的另一种类型是通过特定个体所具有的优于相同性别和物种的其他个体的优点而产生，这种优点仅仅与生殖有关。换句话说，某些生物靠行为的、形态的和生理特点上的某些结合力量在生殖方面简单地优于

其他生物，并不是因为它们跑得更快或者更有效地取食，他们只是在发现配偶和生殖方面更好。

6.2 物种形成

6.2.1 隔离机制与物种形成

Dobzhansky (1937) 创造了隔离机制这个术语。按照 Dobzhansky 的观点，有一套重要的分布和表型的生物性状，这些性状能区分开两个不同的物种，它们在生殖上相互隔离。Dobzhansky 和 Mayr 都指出地理隔离 (geographic isolation) 的重要性。Mayr 将地理隔离看作是产生物种（特别是同域的）之间生殖的和一般形态的无桥中断的原因的第一步：地理隔离导致生殖隔离，后者反过来导致两个新近分衍的物种之间一般表型分异的巩固和进一步发展 (Mayr 1942)。

Dobzhansky 把地理隔离和生物表型的各种方面完全看作是将物种分开的手段而不是作为诱导进一步的结构修改的引起物，即将隔离机制作为差异巩固的源泉。Dobzhansky (1937) 还将物种想象为置于适应峰 (adaptive peaks) 上，占领生态位，使适合度最大化。Dobzhansky 竭力用隔离带来的适应价值来解释生殖的非连续性。他相信隔离之目的是躲避生存力减弱的杂种，因此他把物种形成看做一种保守因子，不利于变异的积累。如果在两个几乎分离的物种的范围内没有重叠，Dobzhansky 不能用他的增强假说 (reinforcement hypothesis) 解释生殖非连续性的起源。尽管如此，在 Mayr 和 Dobzhansky 的观点之间的差异仍然是很重要的。Dobzhansky 将生殖隔离看作是因为它实际上被选择而产生，因为隔离在进化过程中扮演了积极的角色。Mayr (1942) 将生殖隔离看作是在种群之间一般适应的和甚至是在遗传漂变诱导下趋异的副效应（一个偶然的副产品），而无论什么原因种群都会在地理上相互隔离。对于 Mayr，生殖隔离不扮演直接的进化角色而且不被选择。

Paterson 提出了特异配偶识别系统 (specific mate recognition system，简称 SMRS) 的概念，这个概念明确了下面的区别：不受选择调控的表型属性经济性地起作用（即维持生物躯体），而那些靠选择而实现的表型属性则完成在生殖中的任务。Paterson 特异配偶识别系统概念的重要意义是，物种被确认为自然地自我定义生殖集群。按照 Paterson 的理论，物种以 Mayr (1942) 描述的基本方式随着地理隔离的扩大而产生。但 Paterson 将对于配偶的性选择看做物种形成的重要因素。

6.2.2 物种形成模型

自从 Mayr (1942) 讨论了物种形成之后，进化生物学家将注意力集中于围绕建立生殖隔离的基本方法的物种形成模型的分类。基本的分类是异域物种形成和同域物种形成。异域物种形成或地理物种形成的原因是生殖隔离，后者来自简单的地理隔离的初始原动力；同域物种形成 (sympatric speciation) 或非地理的物种形成的原因是生殖断裂，而生殖断裂产生于生物之间的常规接触的界面。Mayr (1942) 否认真正同域物种形成的可能性，而后来的作者在它们的分类中常常谈及同域物种形成的可能性。在具有常规接触的生物之间，生殖阻障的起源迫使表型的（包括行为的和生理的，简单的和复杂的）差异自发出现，而这些差异阻碍了

一个祖先物种的两个亚集之间的生殖。例如，并域物种形成（parapatric speciation）模型相当于 White（1968）的静域物种形成（stasipatric speciation），被普遍引证的抑制成功生殖的本能因素是染色体重排。

Templeton（1981）对比了他所谓的跳跃模式（transilience mode）和趋异模式（divergence mode）。他注意到，基于地理的物种形成分类倾向于将一些形形色色种群遗传过程集合起来，同时人为地区分其他过程。Templeton（1981）趋异模式包括：隔离阻障以一种连续的方式（不必很慢）进化，伴随着一些自然选择的形式，或者直接或者间接作为导致生殖隔离的动力。跳跃模式包括一个非连续体，在这个非连续体中某种选择阻障被另一些进化动力克服。也许可以简单地讲，趋异模式因为选择而发生，而跳跃模式不管选择。Templeton 的趋异模式涉及由一个外部阻障产生的生殖隔离（通常是地理隔离），他以渐变群（clinal）和生境作为亚模式。在跳跃模式的概念下，Templeton 列举了遗传系统稳定状态之间的迅速变化的遗传事件和染色体事件，以及通过不相容的双亲物种的杂交导致的新物种的形成。

Eldredge（1989）根据生物的表型属性和生殖属性的相互关系，对物种形成模型提出了新的分类。下面主要阐述 Eldredge 的这个分类，因为理解物种的表型属性和生殖属性的相互关系是研究物种形成的关键。

（1）物种形成是时间流中表型适应分异的连续体的人为分割，与人类的识别程度有关：物种是表型和潜在的基因属性在时空上变化的产物，是进化着的连续体的任意亚集，是生物系统学家对特定的连续体的简单细分。物种的界线确定是生物学家对自然的理解。在这种模式下，物种首先被看做表型上相似的生物的集合，其次才作为生殖上一致的线系的成员。我们可以强调物种的生殖集群性质，但不能忽略这样一个事实：尽管在一些物种中有很大变异，但一个物种中的生物（特别是具有相同性别和年龄类群）与其他物种的相同性别和年龄类群中相近的成员相比，则物种内成员相互之间更为相似。因此，在生殖上一致的集群和表型上相似的生物类群之间存在着普遍的关联。一般讲，一套性状可以被用来推测其他的性状。即使现生生物表型相似特性比特异配偶识别系统特性更普遍地应用于物种识别，但这只是因为特异配偶识别系统资料不易收集。一般而言，在表型相似性和特异配偶识别系统之间的差异与生物的表型和生殖适应密切一致。

（2）生殖隔离导致物种形成：在这种模型中，物种被作为生殖集群，物种形成是自然界从祖先生殖集群到后裔生殖集群的进化过程。

（3）物种形成通过阻止生殖的足够表型属性变化的积累而发生：这个模型的所有形式将生殖非连续性看作来自生物的一般表型（体躯的）属性变化的积累。随着足够的基于遗传的表型变化的增加，生殖将变得不可能。换句话说，如果发生了足够的适应变化，就会有足够的遗传不相容性阻止成功的交配。阻止生殖的表型属性变化可以由下列因素引起：时间的和地理的分异，外部阻障，遗传漂变或者选择。

（4）物种形成通过在特异配偶识别系统中遗传漂变和或者中性选择而发生：如果把 Paterson（1985）的特异配偶识别系统的特征作为物种的要素，我们就可以认为物种形成基本上是特异配偶识别系统的破碎（fragmentation）。这样，导致生殖非连续性的起因强烈地不同于模式(3)：即特异配偶识别系统和其他的表型属性被期望独立变化（尽管事实上它们常常不是）。在任何情况下，特异配偶识别系统的非连续性是直接作用在特异配偶识别系统上的选择（或者遗传漂变）的结果，而不是表型变化的作用。特异配偶识别系统本身对于物种形成和发生需要最少的修改，因此，我们能调查对于特异配偶识别系统变化而言表型变化的内涵和调查

对于表型适应变化的发展而言特异配偶识别系统变化的内涵。物种形成的动力来自于特异配偶识别系统内部的变化。

（5）表型的变化部分与特异配偶识别系统一致：根据达尔文（1871）对次生性征的讨论可以看出，如果表型变化作为特异配偶识别系统的部分被选用，则表型变化可以直接导致特异配偶识别系统的变化。换个说法，如果因为由表型的一些适应变化引起外貌上的变化（这种情况特别适合后生动物），则上述物种形成的两种亚类型，即上述（3）和（4）之间的区别达到某种程度的模糊，构成 Eldredge 所谓的这种结合模型。

6.2.3 物种形成和适应变化

表型和生殖成分在系统发育变化的速率中是独立的，这是通常的异时模式（heterochronic modes）的基础。在适应变化和物种形成的范围中，Vrba（1980）陈述了形态变化的程度（或者速率）和生殖隔离的获得这两者之间的可能关系。在密切相关但生殖上不同的物种之间，也许很少或者没有表型适应变化；反过来，在一个广泛分布的生殖集群即单个物种内也许有许多基于适应的表型多样性。表型适应变化（非特异配偶识别系统，non-SMRS））似乎肯定在非常重要的程度上与物种形成事件有关。在进化生物学中有一个强烈的传统，即使人轻易地注意到新种以一个相当突然的方式已经出现。这种观点认为物种是表型上相似的生物的简单的指定集合，是一般适应变化过程的结果。

根据经验，表型的和血缘的（特异配偶识别系统）适应变化性实际上看上去在进化中联合行动，那么强调特异配偶识别系统和表型适应变化的独立性如何与这种经验结果一致？有几种可能性几乎包括了表型和生殖适应变化之间的因果关系。如前所述，标准的观点是生殖隔离为表型适应变化积累的偶然结果。Altokhov（1982）也许非常简洁地总结了这种思想，他认为：生殖隔离是表型分异的一个副产品。因为形态分异和地理隔离导致生殖隔离，后者进一步导致在关系密切的物种之间在形态变异中可辨认的中断。显然，表型适应分异仍然是初始动力；生殖隔离——即在特异配偶识别系统中的适应差异具有使表型差异更显著的次生效应。

Paterson（1985）和 Vrba（1985）认为，特异配偶识别系统的物种形成模型指出了系统发育一般变化的间断格局。理由似乎是它是一个空间隔离（spatial isolation），反映了环境变化，空间隔离导致特异配偶识别系统中断并同时导致了表型变化。特异配偶识别系统的变化反映了对环境变化的相同类型的突然反应，这种环境变化也许由表型适应变化所代表。

一些生物学家认为，特异配偶识别系统中断实际上诱导表型适应变化或者导致后者的保存，不仅仅是与其一致发生。Eldredge 和 Gould（1972，1974）主张，随着生殖隔离的开始，接近一个祖先种群边缘范围的小种群可能理想地迅速适应了变化。因为一般情况下假设边缘种群处在亲代物种成员的生态忍耐性的极限上，边缘种群已经发展起来的适应差异对边缘种群本身的生存和发展非常重要（即使仅仅具有必要的遗传潜势）：选择可能把新近隔离的、相当小的种群（至少与亲代物种相比很小）迅速调节到亲代物种范围边缘。在这种情况下，可以想象特异配偶识别系统中断起着释放或者引发进一步的表型适应变化的作用，以便在亲代物种范围的边缘上更好地适应特殊的生态条件。

当一个羽毛未丰的新物种仍然很小、而且还没有以一个很好地建立并广泛分布的物种的方式组织起来的时候，适应变化也许被期望是快捷的和保守的，因为物种已经在生殖上与亲代物种隔离开来。Bock（1970，1972，1979）认为在生殖隔离获得之后以及亲代和子代物种

首次变成同域（新同域 neosympatry）时，亲代和子代物种的相互作用是导致适应变化的重要选择动力。他的观点与 Dobzhansky（1937a）关于强化的论证相似，然而后者将这种相互作用看作选择导致生殖隔离必需的。Bock 认为这种选择限制于完全隔离后的期间。此外，两位生物学家将这种竞争的相互作用引用为与物种形成过程有关的适应变化的直接动力。

在有性生殖线系中，重要的适应变化的积累仅仅与偶然的特异配偶识别系统的中断一致。特异配偶识别系统的独立中断支持先前存在的进化变化的保存，也诱导产生新的适应。

有人认为物种形成必须包括一个潜在原因，即表型的和潜在的基因型的变化量。我们讨论的是从微弱到显著的表型变化的完整范围，这些变化与特异配偶识别系统中断一致。表型变化可以被特异配偶识别系统变化诱导出来；或者两者可以反映对隔离和环境变化的一个同时的但独立的回应；或者一些表型变化可以简单地被特异配偶识别系统中断保存下来（其他的表型变化可能已经注定作为物种内部的短暂变异而消失）。许多人愿意承认这样的结论：显著的表型变化不一定具有系统发育的意义，除非伴随着特异配偶识别系统中断。

6.2.4　物种形成和表型适应变化的保存

Dobzhansky（1937a）主张：物种和物种形成涉及适应变化的保存，物种之间的生殖隔离帮助每一个物种停留在其适应峰上，结果是防止了物种之间不协调的基因重组，尽管进一步的结果是通过限制可能的基因重组的数量来减少进化变化。Futuyma（1987）和 Vrba（1985）也论述道：在物种内的变异倾向是短暂的；仅仅当有生殖隔离时表型变异能被说成已经真正变成了系统发育的，即加入到一个分类单元的进化历史，具有进一步在后裔中遗传和变化的前景。

Wright（1982，1988）将大部分物种看做是被分为许多准隔离（quasi-isolated）的局部群体——同类群（demes）。同类群是物种内局部的交配集群，同类群之间有一些基因流。同类群本身是短暂的，它们反映了局部的环境条件，具有很高频率的变化。同类群在局部生态系统中结合为局部种群，在同类群中自然选择维护或者修改生物的表型属性。在这个意义下，通过在一个物种内的局部种群的适应趋异，多态的、地理上变化的物种发展和散布到相当大的地理区域。Van Valen（1973）发展的概念可以应用于局部生态系统：在任何给定的同类群上的适应结果仍然是局部的，在任何情况下对于相同物种的其他同类群内适应变化都没有结果，它们在其他生态系统中经历它们自己适应的历史。

为什么存在相对在形态学上一致的物种的整个分支，而同时在其他分支上表现出很大的分异？假设特异配偶识别系统变化仅仅保存在单个（祖先的）物种中产生的变异，不管这种变异多（在一个多态物种中）或者少（在伴种中）。

Lewis（1966）主要围绕特异配偶识别系统的突然中断进行了讨论。Lewis 相信相对突然的中断（特别是在染色体安排）实际上更像是有花植物的逐渐分异。Lewis（1966）指出：在生态学上（一般地讲表型上）几乎没有什么能够从以这种特异配偶识别系统突然中断的方式产生的生殖上隔离的小种群中区别亲代物种（parental species）。这就产生了新近在生殖上隔离的种群的生存问题。利害攸关的并不是如此之多的形成生殖上隔离的种群（即打断特异配偶识别系统）的困难，而是这些种群作为像一个血缘分支上的成员一样进行随后的生存和长期的参与。

Lewis 自己暗示小种群生存的可能性随着从亲代物种而来的后裔新种的较大的生态分异而增加。如果从分布更广和生态学上一致的亲代而来的新种几乎没有分异，那么受限制的后

裔也就几乎没有获得立足点和生存的机会。因此，如果新隔离的物种具有的生存可能性越大，它们与亲代物种的表型差异就越大，如果这是真的，系统发育记录将自动偏向于分异更强的物种，而不是分异较弱的物种。

在系统发育中，特异配偶识别系统中断的表型变化的保存对于适应变化积累是很重要的。尽管 Lewis (1966) 关于表型变化和生殖变化之间的区别强调了生物属性的两种类型之间的相互作用，但无论如何，生殖隔离的功能仍然是获得已经发生了的任何表型分异。特异配偶识别系统中断实际上是导致进一步表型变化的原因，至少是推动力，而不是已经发生的变化的简单保存。

第 7 章　异质种群动态

异质种群所描述的是斑块生境中小种群的集合，这些种群在空间上存在隔离，彼此间通过个体扩散而相互联系。于是，也有人将异质种群称为一个种群的种群（a population of populations）（Hanski　1991），即异质种群是种群的概念在一个更高层次上的抽象和概括。1969年，Levins 首先提出了异质种群的概念，他构造了一个简单的异质种群模型，并给出了异质种群动态的基本性质。在 Levins 早期关于异质种群理论的论文中，涉及到单种异质种群动态、最优的害虫防治对策（Levins　1969）、群体选择以及种间竞争（Levins，Culver　1971）等问题。Levins 所强调的是一个异质种群随着时间的变化所表现出的行为。如同在经典种群生态学中将种群定义为在一个有限时间内具有相互作用的同种个体的集合一样，一个异质种群也可以被看作是一个在有限时间内具有相互作用的局部种群的集合。在这里所谓有限时间是指因为每一局部种群都有可能随机灭绝，因而，特定局部种群之间的相互作用或联系在时间上总是有限的。异质种群动态的概念应当与局部种群的灭绝和建立相联系。异质种群动态的研究从根本上讲也就是研究这两个过程之间的平衡条件以及影响因素。异质种群动态的问题在异质种群理论中占有十分重要的地位。在本章中我们将着重介绍有关单种异质种群动态的理论。

7.1　基本术语

Hanski（1991）认为，在生态学研究中，为了明确所研究的问题，在 3 个空间尺度上应该有一个概念上的区别。这 3 个空间尺度分别为局部尺度（local scale）、异质种群尺度（metapopulation scale）和地理尺度（geographical scale）（表 7-1）。

表 7-1　生态学研究的 3 个空间尺度

局部尺度	个体在这一尺度内完成取食和繁殖等活动
异质种群尺度	在这一尺度内，扩散个体在不同的生境斑块（或局部种群）之间迁移
地理尺度	这一尺度也被称为是一个种所占据的整个地理区域上的尺度，在一般情况下个体没有扩散出这个地理区域的可能

所谓局部尺度也可以被称为是局部种群尺度。在这一尺度内个体进行取食、繁殖和其他生理活动，个体间的相互作用也发生在这一尺度内。异质种群是局部种群通过扩散个体的相互联系而构成的一个系统。在表 7-2 中给出了在异质种群理论中常用的术语及其定义。

本章作者：陶毅，王祖望

表 7-2 异质种群理论中的术语（Hanski 1991）

术 语	同义词和定义
斑块	同义词：生境斑块（population site locality） 定义：局部种群所占据的空间区域
局部种群	同义词：同一个种的，并且以很高的概率相互作用的个体的集合
周转	同义词：定居—灭绝动态（conlonization-extinction dynamics） 定义：局部种群的灭绝以及从现存局部种群中扩散出的个体在尚未被占据的生境斑块内建立起新的局部种群的过程
异质种群	定义：通过个体扩散相互联系的局部种群的集合
异质种群动态的特征时间尺度（characteristic time scale of metapopulation）	定义：$T_m=1/e_m$ 其中 e_m 为局部种群的最小灭绝概率
异质种群的持续时间（metapopulation persistence time）	同义词：期望寿命（expected life time） 定义：在一个异质种群中全部局部种群灭绝所需要的时间长度
占据模型（occupancy model）	同义词：斑块模型（patch model） 尺度模型（scalar model） 定义：这类模型忽略局部种群的大小，但考虑了被占据的生境斑块的比例。Levins 在 1969 年提出的异质种群模型就是一个占据模型
异质种群结构（metapopulation sturcture）	同义词：异质种群类型（metapopulation type） 定义：被一个异质种群所占据的，并且具有一定的大小分布和距离分布的生境斑块系统
结构化异质种群模型（structured metapopulation model）	同义词：向量状态模型 定义：模型中考虑了局部种群的大小和分布

显然，不能将异质种群的概念或术语用于生境斑块的集合。原则上讲，异质种群的概念只能被用于局部种群自身的集合，并且它仅适用于那些具有周转过程（定义见表 7-2）的局部种群的集合。

按照 Levins 的定义，一个异质种群在任意时刻的大小是以在这一时刻已被占据的生境斑块比例或者是数量来测度的。因而，所谓异质种群动态显然是指被占据生境斑块比例随时间变化的过程。需要指出的是，异质种群动态这一术语对于那些生境斑块的大小变化很大的异质种群来说一般并不合适（Hanski 1991）。

尽管 Hanski 等人已归纳出了 3 个典型的尺度类型（见表 7-1），但是在一般情形下这种尺度并不是离散的而是连续的。局部种群的边界通常也是一个需要考虑的问题。如果整个生境是由不连续的或离散的生境斑块所构成，那么局部种群的边界自然是清晰的，例如在岛屿生物地理学中的岛屿种群的边界。另外，如果生境对一个种来说不仅是适宜的，而且是均匀一致的，并且局部种群是被人为地隔离开的，而不是由生境斑块的边界所确定的，那么我们就很少能观察到一个真正的异质种群动态所应该具有的特征，即异质种群的周转过程。从一个更广泛的意义上讲，异质种群动态强调扩散个体的迁入和迁出的效应，并且这种效应是如此的重要，以致在有些情况下可以忽略空间种群的结构问题。

一般来说，一个大的“局部”种群可以是由许多小的和更严格的局部种群所构成。依据这样的观点，在岛屿生物地理学中的“大陆—岛屿”种群也可以被看作是一个异质种群。但

是，我们也可以注意到，在“大陆—岛屿”种群的结构中一般总认为所谓的“大陆”种群可以有一个很长的存在周期，或者说“大陆”种群的灭绝几乎是不可能的。这是因为“大陆”种群总是由那些在地理空间距离上连接最紧密的局部种群所构成(Harrison　1991)。另一方面，在很多局部种群中个体总是趋向于聚集在资源斑块上。像这样更小尺度上的空间结构化当然也会影响到局部种群的持续存在和其他种群水平上的特征。

为了建立异质种群理论的基本框架，Levins 假定在一个典型的异质种群中，所有生境斑块的生态学特征相同，或者说它们大小相同（在这里生境斑块大小是指生态学意义上的大小，例如像生境斑块的环境容量等等)，并且个体在生境斑块之间的迁移并不受生境斑块空间分布的影响。

7.2　单种异质种群动态的基本模型

很多生态学家在 1969 年以前已经观察到了局部种群的灭绝和空的生境斑块被重新占据的问题。早在 1940 年，Wright 就敏锐地认识到斑块种群结构所可能包含着的进化生物学意义。1954 年，Andrewartha 和 Birch 在他们那本著名的教科书中就极力倡导要重视局部种群的频繁灭绝和新的局部种群不断建立的过程。然而在这之后的十几年中，Andrewartha 和 Birch 的观点在有关生态学的主流文献中只有很小的发展。按照 Hanski（1991）等人的看法，出现这种现象的原因或许是因为当时在生态学中正在进行关于种群动态是密度制约（density-dependent）还是非密度制约（density-independent）的激烈争论，因而 Andrewartha 和 Birch 的观点没有引起学术界的足够重视。在 Levins 发表关于异质种群的第一篇论文前两年，MacArthur 和 Wilson 就全面阐述了在岛屿条件下物种的侵入和灭绝过程以及岛屿物种多样性变化的机制。Den Boer（1968）提出了所谓“spreading of risk”的观点去说明具有不稳定局部种群的异质种群动态的调节机制。Ehrlich 和 Raven（1969）也呼吁学术界应重新关注种群过程。

尽管在早期的研究中，学术界已注意到局部种群的频繁灭绝和新的局部种群不断建立的过程，但是 Levins 还是从一个全新的角度研究了这一问题，为异质种群的发展奠定了坚实的基础。Levins 首先区别了单种种群动态与一个局部种群的集合的动态之间的不同。他引入了一个变量 $p(t)$ 去描述一个由许多局部种群所构成的集合，即一个异质种群的状态。Levins 将 $p(t)$ 定义为在时间 t 时已经被一个种所占据的生境斑块的数量与总的生境斑块的数量之比，即如果令 H 为总的生境斑块的数量，$h(t)$ 为在 t 时刻已被占据的生境斑块的数量，则自然有

$$p(t)=h(t)/H \qquad 7.1$$

在异质种群理论中，$p(t)$ 也被称为是一个异质种群在 t 时刻时的大小，即是一个异质种群大小的测度。

一个异质种群的动态会受到许多因素的影响。但是正如我们在前面所指出的那样，决定一个异质种群动态的两个最基本的过程是局部种群的灭绝和新的局部种群的建立。基于这样的考虑，Levins 将与一个异质种群动态有关的个体和种群过程都浓缩在两个关键参数 e 和 m

之中，在这里 e 被定义为是局部种群的灭绝率（rate of extinction），而 m 则是一个与扩散个体侵入空的生境斑块有关的参数（注：在这里所谓侵入指扩散个体不仅能够迁入一个空的生境斑块，并且还能够在这个空的生境斑块内建立起新的局部种群的过程）。作为一种最简单的情形，Levins 假定：①一个种是生存在由许多相似的生境斑块所构成的环境中，即假定这些生境斑块在生态学意义上是完全相同的；②占据这些生境斑块的局部种群的状态被定义为 0（灭绝）或 K（生境斑块的环境容量），即当一个生境斑块被一个局部种群所占据时，这个局部种群的大小就被定义为 K，反之当一个生境斑块尚未被占据，或者说在这个生境斑块内的局部种群已经灭绝时，对应于这个生境斑块的局部种群的大小就被抽象地定义为 0；③局部种群的动态是被忽略的，即总是将局部种群的动态与局部种群的灭绝和新的局部种群的建立过程区别开来；④个体在不同的生境斑块之间的迁移过程被认为是完全相同的，换句话说，个体在不同的生境斑块之间的迁移并不会受到生境斑块的空间格局的影响；⑤新的局部种群的建立速率不仅与异质种群的大小 $p(t)$（已被占据的生境斑块的比例）成正比，而且也与尚未被占据的生境斑块的比例 $1-p(t)$ 成正比；⑥为了忽略样本随机性对于异质种群动态的影响，可假定生境斑块的数量是充分大的。依据以上的 6 个基本假定，一个异质种群大小的动态可表示为

$$\frac{dp}{dt}=mp(1-p)-ep \qquad 7.2$$

这个方程就是著名的 Levins 模型。

可以看到，如果 m 和 e 都是常数，则方程 7.2 的动力学性质是非常简单的。方程 7.2 的平凡平衡值为 $p'=0$，它对应着异质种群的灭绝状态，并且当 $m<e$ 时，p' 是稳定的，而当 $m>e$ 时，p' 是不稳定的。这就是说，如果 $m<e$，则异质种群最终会走向灭绝。方程 7.2 的非平凡平衡值为

$$p^*=1-\frac{e}{m} \qquad 7.3$$

非平凡平衡值 p^* 在区间（0，1）内存在的充分必要条件是 $m>e$，并且如果 p^* 是存在的，则 p^* 必定是稳定的。这一结果表明，在 Levins 模型中，如果局部种群的灭绝率小于某一临界值，则异质种群将必定会持续地存在下去。

方程 7.2 就是目前被生态学界广泛接受的有关异质种群最经典的理论模型，它描述了一个最简单的异质种群随时间变化的动态。从性质上讲，这个模型类似于在种群生态学中描述一个局部种群增长的 Logistic 模型。很容易发现 Levins 模型与 Logistic 模型在结构上是完全相似的。因为方程 7.2 可以被改写为另一个完全等价的形式，即

$$\frac{dp}{dt}=(m-e)\,p\left(1-\frac{p}{1-(e/m)}\right) \qquad 7.4$$

上式中差值 $(m-e)$ 可以被认为是一个异质种群的内在增长率，而 $(1-e/m)$ 则可以被看做是与 Logistic 模型中“环境容量”等价的值，并且如果 $m>e$，则 $(1-e/m)$ 必定是稳定平衡值。

无论是作为一个概念性的模型还是一种有效的数学工具，Levins 模型在种群生态学中不

仅是一个有价值的新模型，而且也是为在这一领域内进行更进一步的定性和定量研究所奠定的最重要的基础。

至少有两个原因促使 Levins 建立了异质种群动态的基本模型。首先是大范围的害虫防治问题。一般说来，如果害虫发生的面积非常大，则每一个局部种群的动态不可能是同步的。Levins 对这一问题的研究所得到的最重要的结果之一是关于种群的多度（abundance）（在这里种群的多度是以 p 值的大小作为测度的）将随着局部种群灭绝率的瞬间变异度（temporal variance）的增加而减小。Levins 建议一个害虫的防治措施应当在充分大的范围内同步使用。不幸的是异质种群动态这一非常重要的性质被人们忽略了二十多年，直到 1980 年以后人们才重新对异质种群发生兴趣，并且许多的工作都涉及到"相关环境随机性"(correlated environmental stochasticity)的问题，特别是人们发现 Levins 的观点对保护生物学理论的发展和应用有着非常重要的意义(Quinn，Hastings　1987；Gilpin　1988，1990；Harrison 等　1989；Hanski　1989，1991)。

促使 Levins 去发展异质种群的概念以及相应的基本模型的另一个原因是利他特征（altruistic trait）或者是利他行为（altruistic behaviour）的群体选择（group selection）。Levins 想要知道是否存在这样的基因，即在一个小种群内没有可能被保存下来的，但是在一个由扩散个体将许多小种群联系在一起的大系统内却是有可能被有效地保存下来的基因。很显然，Levins 是想通过局部种群的灭绝与新的局部种群的建立之间的平衡机制来回答这一问题。Gilpin 在 1975 年通过对一个具有捕食和被捕食作用的异质种群的非线性动态的研究表明，在 Levins 所设定的条件下群体选择是可能的。

需要指出的是，关于利他行为的进化问题的争论直至目前也没有最后的定论，有很多的理论似乎都能够解释这一现象。但是在众多的关于利他行为的模型中很少有考虑种群空间结构的，并且这些模型都是建立在一些特定的利他行为基础之上的。例如，这些利他行为一般都直接涉及到家系，或者具有这些利他行为的个体已经有先决的正相互作用（Hamilton　1964；Trivors　1971）。但是也有两个模型假定了种群的斑块空间结构，而且这类模型所提出的一些观点都涉及到了异质种群的概念。Boorman 和 Levitt (1973) 的模型假定存在一个很大的中心种群，这个中心种群不会灭绝，并且在这个中心种群周围存在着许多的小局部种群。在这些小的局部种群中利他基因的波动会受到局部种群的灭绝概率的影响，但同时具有利他基因的个体总是在中心种群和局部种群之间不断地迁移，因而使得利他基因有可能被有效地保存下来。严格地说，这类由中心种群和局部种群所构成的异质种群应当被看作是典型的岛屿生物地理学问题。另一个重要的模型是由 Wilson（1975，1980）提出的，他利用一个斑块空间结构迫使基因频率总是离开局部"自私"的状态。需要指出的是，Wilson 模型所假定的种群斑块空间结构与异质种群是完全不相同的，因为他所假定的"局部种群"，或者更严格地说是个体群，总是在每一代内形成的，并且也总是在这一代内自行解体的。然而，Wilson 的确提出了一个十分有趣的问题，即异质种群动态与个体在小尺度斑块上的分布之间的关系。

如果仅从理论的角度看，Levins 模型不仅具有很高的理论价值，而且在形式上也非常优美。但是，如果我们想要了解一个真实的异质种群的动态，就需要一个更真实的模型，特别是要从管理一个自然系统这样一个目的出发的话，当然就更需要这样一个模型，它不仅是一个真实系统的再现，而且至少还能做出相对精确的预测。

7.3 单种异质种群的调节

在 Levins 模型中包含了 3 个涉及到异质种群调节的基本因素，它们分别是：①在局部种群之间的非同步动态（即新的局部种群的建立与局部种群的灭绝之间的不相关性）；②个体在不同的生境斑块之间的扩散；③由密度制约的局部种群动态。

首先，由前述我们已经知道，生境斑块的空间结构对于异质种群动态的影响。Levins 模型的最重要的理论结果是新的局部种群建立的速率与局部种群的灭绝速率之间的相互关系，即对于一个给定的新的局部种群的建立速率来说，一个异质种群的持续存在就意味着局部种群的灭绝速率必须要小于某一个临界值，或者说对于一个给定的局部种群的灭绝速率来说，新的局部种群的建立速率必须大于某一个临界值。许多研究表明，在小哺乳动物、鸟类、水蚤、蜘蛛和蚜虫的异质种群中，局部种群的灭绝率将会随着生境斑块面积的增加而降低，并且新的局部种群建立的速率也将随着生境斑块之间的隔离程度的增加而减少（Smith 1974，1980；Pokki 1981；Hanski 1986；Van Dorp，Opham 1987；Bronmark 1985；Toft，Schoener 1983；Schoener，Spiller 1987；Addicott 1978）。这些研究说明，一个异质种群的持续存在与生境斑块的空间结构有关，即对于一个给定的生境斑块的平均隔离程度来说，异质种群的持续存在自然要求生境斑块的平均面积要大于一个临界值；而对于一个给定的生境斑块的平均面积来说，异质种群的持续存在则要求生境斑块之间的平均隔离程度必须要小于一个临界值。如果将新的局部种群建立的速率看做是生境斑块之间平均隔离程度的减函数，并且将局部种群的灭绝速率看做是生境斑块平均面积的减函数，那么 Levins 模型则充分说明了异质种群动态与生境斑块的空间结构之间的一个重要性质，即如果生境斑块的面积充分的小，或者生境斑块之间的平均隔离程度非常大，那么对一些特定的瞬间来说，这些生境斑块或许会支持局部种群的发展，但是最终异质种群将会从这样的生境系统中消失。

其次是个体的扩散能力对于异质种群动态的影响。在 Levins 模型中，局部种群的灭绝概率 e 以及与新的局部种群的建立有关的参数 m 都被假定是常数。事实上，参数 m 是与个体扩散能力有关的。无论是在种间还是在种内的不同个体之间，个体扩散能力的差异都是一个显而易见的事实，并且在异质种群中这种差异也就构成了自然选择作用的一个基础（Roff 1974；Hamilton，May 1977）。在异质种群中局部种群的频繁灭绝会产生出许多适合于新的局部种群建立的空生境斑块，因而自然选择的作用自然会趋向于具有高的扩散能力的个体（Brown 1951；Southwood 1962）。从进化的角度看，对一个异质种群来说，个体的扩散应该能够补偿局部种群的灭绝，否则异质种群将会灭绝，或者更严格地说，个体的扩散率能够补偿局部种群的灭绝概率，并且能够保证方程 7.2 的非平凡平衡值是一个小于 1 的正数。尽管自然选择能够作用于个体的扩散能力，但是种群平均扩散能力的改变可能是一个非常漫长的过程，因而期望通过自然选择作用来提高种群的平均扩散能力、以挽救在斑块环境中濒临灭绝的异质种群可能是不现实的。

自然选择作用或许能够产生一个所谓最优的个体扩散能力，但是这依赖于一个优化的标准。例如，是采用扩散个体的适合性还是采用遗传适合性（控制个体扩散的基因的适合性），其结果将可能是非常不同的（Comins 等 1980）。扩散个体的适合性与遗传适合性之间的差异将随着生境斑块之间的基因频率的变异的增加而增加，这意味着在异质种群中应用遗传适合

性的标准要比应用扩散个体适合性的标准更能够准确地反映出自然选择作用对于个体扩散能力的影响。另外一个方面，无论是扩散个体适合性的优化还是遗传适合性的优化，都可以不同于种的优化扩散速率。一般说来，种的优化扩散速率可以给出 p^*（方程 7.2 的非平凡平衡值）的最高值（Comins 等　1980)。对于具有区域随机性的环境来说，这一点是相当重要的，因为区域随机性能够降低个体的扩散优势（Gadgil　1971)。

最后是不同种群参数之间的补偿效应。对于异质种群的持续存在来说，生境斑块的面积与生境斑块间隔离程度之间的相互关系是非常重要的，这也就是说异质种群的动态瞬间地依赖于生境斑块的面积以及它们之间的隔离程度。由前面的讨论可知，较小的生境斑块面积可以被较小的生境斑块间的隔离程度所补偿，而较大的生境斑块间的隔离程度也可以被较大的生境斑块面积所补偿。在 Levins 模型中，如果令 m 和 e 分别是生境斑块隔离程度和生境斑块面积的函数，则上述观点也可以用 Levins 模型清晰地表达出来。对于这两个参数而言，负指数函数提供了一个合理的数学形式：

$$m=m_o\exp\ \{-aD\} \qquad 7.5a$$

$$e=e_o\exp\ \{-bA\} \qquad 7.5b$$

其中 D 和 A 分别是生境斑块间的平均隔离程度和生境斑块的平均面积；m_o，a，e_o以及 b 是另外 4 个参数。很显然，如果生境斑块间的平均隔离程度 D 是给定的，则生境斑块的平均面积 A 就必须大于一个临界值，即必须满足下面的不等式：

$$A>\frac{aD-\ln\ (m_o/e_o)}{b} \qquad 7.6$$

否则异质种群的灭绝过程将会立刻发生。反之，如果生境斑块的面积 A 是给定的，则生境斑块间的平均隔离程度 D 就必须小于一个临界值，或必须满足下面的不等式：

$$D<\frac{bA-\ln\ (e_o/m_o)}{a} \qquad 7.7$$

由方程 7.5a 和 7.5b 可知，方程 7.3 可被改写为

$$p^*=1-\frac{e_o}{m_o}\exp\ \{-bA+aD\} \qquad 7.8$$

显而易见，不等式 7.6 和 7.7 可以非常容易地从方程 7.8 中得到，它说明了在生境斑块的平均面积 A 和生境斑块间的平均隔离程度 D 之间的补偿关系。在图 7-1 中给出了一个例子，这个例子表明了芬兰的两个湖中岛屿的面积与岛屿间的隔离程度对于普通鼩鼱（*Sorex araneus*）异质种群的生态学效应。

岛屿面积与岛屿隔离程度之间的补偿关系已被广泛地应用于哺乳类动物的岛屿生物地理学的研究（Lomolino　1986；Lomolino 等　1989；Hanski　1986)。

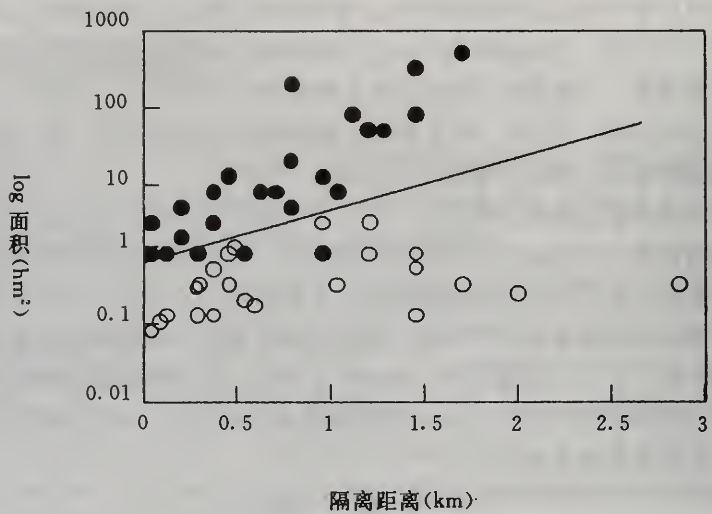


图 7-1 芬兰的两个湖中的岛屿上普通鼩鼱种群的分布状况

黑点表示普通鼩鼱种群存在，圆圈则表示普通鼩鼱种群不存在。横坐标表示岛屿间的隔离程度，纵坐标表示岛屿面积的对数。岛屿的面积与岛屿间的隔离程度的回归直线（Lomolino 等 1989）决定了已被占据的岛屿和尚未被占据岛屿的最佳分布（Peltonen，Hanski 1991）

7.4 关联函数（Incidence function）

1975 年 Diamond 设计了一个简单的方法去描述在斑块生境中一个种的出现概率是怎样依赖于生境斑块的面积以及其他一些特征。就生境斑块的面积而言，生境斑块可以按照其面积的大小划分为不同的等级。如果记录一个特定的种在每一个生境斑块上的出现频率，那么就可以用一个直方图去表示这个种对不同等级的生境斑块的占据比例。这个直方图就被称为是这个种的关联函数。图 7-2 给出了 3 个鼩鼱种的关联函数的例子。

关联函数已被广泛地应用于岛屿生物地理学的研究。在岛屿生物地理学中总是假定个体是由大陆向岛屿扩散。描述这一过程的数学模型是 MacArthur-Wilson 的单种模型。

$$\frac{dp}{dt}=m\ (1-p)\ -ep \qquad 7.9$$

在上述方程中 p 是已被占据的岛屿比例，e 是岛屿种群的灭绝概率，m 是与新的岛屿种群的建立有关的参数。不难发现方程 7.9 的平衡值为

$$p^{*}=m/\ (m+e) \qquad 7.10$$

如果令 m 和 e 是以年作为时间单位来进行测度的，那么可以用 M 和 E 来代替参数 m 和 e。若假定 M 是常数，E 是岛屿面积 A 的函数，则依据 Diamond（1979），Diamond 、May（1981）、Gilpin 和 Diamond（1976，1981）等人早期的研究，可假定

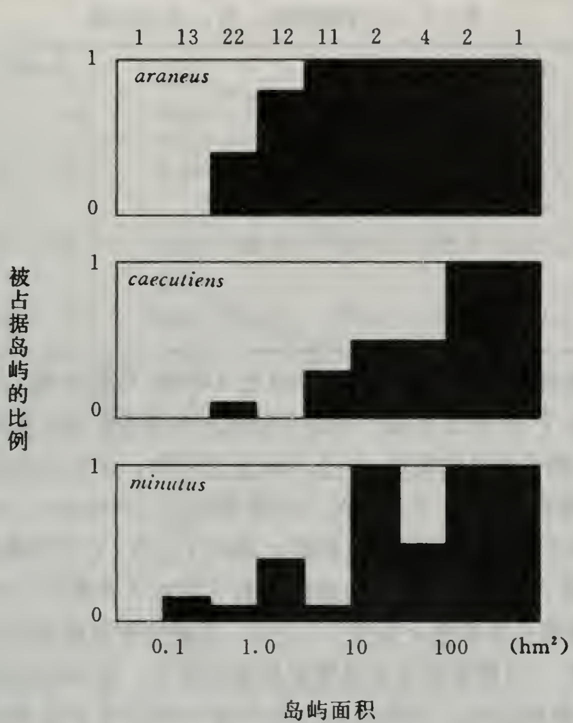


图 7-2　在芬兰的 Koitere 湖和 Sysma 湖中的岛屿上 3 个鼩鼱种（*S. araneus*，*S. caecutiens*，*S. minutus*）的关联函数（68 个岛屿）（Peltonen，Hanski　1991）

横坐标是按照岛屿面积的对数大小进行分组的，纵坐标给出了这 3 个种在每一个等级中所占据的岛屿的比例

$$E=e'/A^{x} \qquad 7.11$$

因而一个种的关联函数可表示为

$$\psi(A)=1/\{1+(e'/M)A^{-x}\} \qquad 7.12$$

其中 e' 和 x 是两个灭绝参数。参数 x 说明了岛屿种群的灭绝概率是怎样随着岛屿面积 A 的增加而降低。若假定岛屿种群的密度是常数，则岛屿种群的灭绝概率也自然会随着岛屿种群大小的增加而减少。一般说来，Levins 模型也应该能够产生出其他的关联函数，但是目前在文献中还没有发现这样的工作。

方程 7.12 是可以用实验数据进行拟合的，并进而可估计出 x 和 e'/M。当岛屿种群的灭绝概率小于 1 时，必然存在一个 A 值，定义为 A_0，它使得 $A_0^{x}=e'$。如果 A_0 是已知的，则总是能够估计出 e' 的值，进而可得到 M 和 E 的估计值，然后再计算所需要的任意 A 值。

表 7-3 给出了 3 个鼩鼱种的 x 和 e'/M 估计值。这 3 个种的关联函数已被表示在图 7-2 中。

表 7-3 3 个鼩鼱种的 x 和 e'/M 估计值

种						预期值		观测值	
	x	SE	e'/M	SE	A^*	M	E	M	E
普通鼩鼱 (*Sorexaraneus*)	2.30	0.68	0.79	0.22	0.9	0.26	0.07	0.20	0.04
中鼩鼱 (*S. caecutiens*)	0.91	0.24	17.67	11.36	23.5	0.03	0.35	0.05	0.33
小鼩鼱 (*S. minutus*)	0.46	0.16	4.09	1.51	21.4	0.18	0.59	0.13	0.46

表 7-3 中 3 个鼩鼱种的关联函数的参数估计值（均值，标准误差）A_0是在 $\Psi=0.5$ 时的岛屿大小。这个表也给出了 M 和 E 在每一年的预测值和观测值。当计算预测值时，A_0被假定是 0.5ha。E 的计算是依据平均岛屿面积 $A=1.6$ha 所进行的，这个岛屿的平均面积是通过实验结果得到的。观测值则来自对 17 个岛屿的 5 年观测结果（Peltonen，Hanski 1991）。

在表 7-3 中最大的种普通鼩鼱的灭绝参数 x 是大于 1 的，它表明随着种群大小的增加，这个种的发展将按照指数方式增长，因此造成这个种灭绝的主要原因应当是统计随机性。在表 7-3 中最小的种小鼩鼱的灭绝参数 x 是在 0.5 左右，这表明随着种群大小的增加，这个种的发展将按照对数方式增长。这种差异具有重要的生态学意义，因为较小的种的个体只有比较少的能量储备和很短的繁殖时间，因而它对生存环境的瞬间变异非常敏感（Hanski 1984，1985）。

在表 7-3 中也给出了 M 和 E 的预测值和观测值。不难发现预测值和观测值吻合得非常好，因而它有力地支持了 Hanski（1986）的结论，即这 3 个种对于岛屿的占据状态是由新的岛屿种群的建立速率和岛屿种群的灭绝速率所决定的。当 $\Psi=0.5$ 时，关联函数的斜率等于 $x/4A^*$，在这里 A^*是相应的岛屿面积。

7.5 局部种群动态与异质种群动态之间的相互关系

Levins 模型中有两个简化假定：①不存在生境斑块状态的空间相关性。这个假定也被称为是零相关假定（zero-correlation assumption）；②生境斑块仅有两个可能的状态，即是否已被局部种群所占据。这个假定也被称为是具有两种状态的离散状态假定。然而在自然界中至少有两个原因会导致生境斑块之间存在着空间相关性。首先是个体向邻近生境斑块扩散的可能性要比向更远的生境斑块扩散的可能性大得多，这也被称为是踏脚石（stepping-stone）扩散；其次是因为一些环境上的原因使得局部种群的灭绝在空间上是相关的。

Levins 模型的离散状态假定意味着所有的局部种群都有相同的灭绝概率。在图 7-3 的 3 个例子中表明了随着异质种群大小的增加，局部种群的灭绝概率将会降低。Hanski (1982a) 等人发现，在异质种群中有一个比较普遍的现象，即随着异质种群大小的增加，局部种群的大小也会增加（Brown 1984；Gaston，Lawton 1990）；另一方面，随着局部种群大小的增加，局部种群的灭绝概率也会降低（Williamson 1981；Diamond 1984；Schoener，Spiller 1987）。当将以上两种关系结合在一起时，就会看到在局部种群的灭绝概率与异质种群的大小之间的负相关关系。这种关系已反映在图 7-3 中。

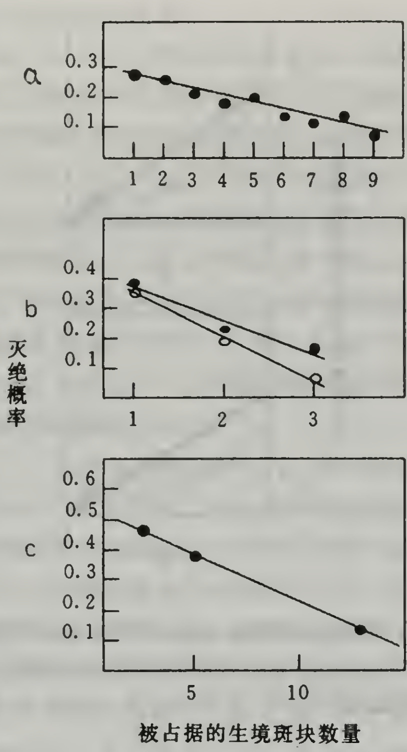


图 7-3　局部种群的灭绝概率与异质种群的大小之间的相互关系

a：红树林（Simberloff　1976）；b：叶蝉（Kontkanen　1950）；c：淡水软体动物（Boycott　1930）

显然，平均局部种群大小与异质种群大小之间的正相关关系是可以通过局部种群的灭绝概率与异质种群大小之间的负相关性反映出来的。为了说明这一点，可以将 Levins 模型改写为

$$\frac{dp}{dt}=mp\ (1-p)\ -e_o\exp\ \{-ap\}\ p \qquad 7.13$$

其中 e_o和 a 是两个灭绝参数，p 是异质种群大小。如果 $e_o>m$，则方程 7.13 有两个非平凡平衡值，其中一个是稳定的，另一个是不稳定的（见图 7-4）。

为了更进一步说明平均局部种群大小与异质种群大小之间的相互关系，需要一个结构化的异质种群模型（Hastings，Wolin　1989；Hastings　1991）。在这里可以给出涉及到平均局部种群大小的简单异质种群模型。这个模型假定局部种群动态的时间尺度要快于异质种群动态的时间尺度。

若令 N 代表局部种群的大小，则进一步假定所有的局部种群在任意时刻大小都相同，并且局部种群大小的平衡值会受到扩散个体和局部种群动态的影响。再令 I 是每一个生境斑块扩散个体的数量，则异质种群大小 p、N 以及 I 的动力学过程可表示为

$$\frac{dp}{dt}=\alpha\beta I\ (1-p)\ -ep \qquad 7.14a$$

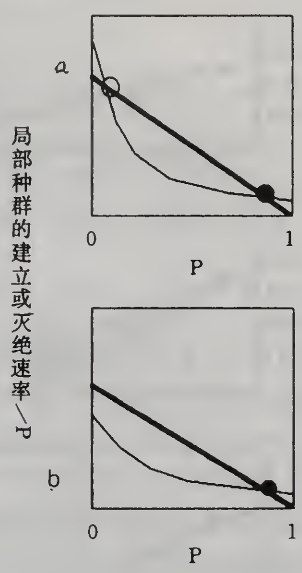


图 7-4　新的局部种群建立速率和局部种群灭绝速率

粗线代表新的局部种群建立的速率；细线代表局部种群的灭绝速率。在a图中有两个交叉点，黑点表示是稳定的，圆圈表示是不稳定的。在b图中仅有一个交叉点，并且是稳定的

$$\frac{dN}{dt}=-mN+\alpha I+\gamma N\ (1-N) \qquad 7.14b$$

$$\frac{dI}{dt}=mpN-vI-\alpha I \qquad 7.14c$$

在这个模型中，新的局部种群建立的速率、被假定和扩散个体的数量和尚未被占据的生境斑块成正比。扩散个体的数量将随着已被占据的生境斑块的数量的增加而增加。对于那些尚未被占据的生境斑块来说，绝大多数扩散个体在没有建立起新的局部种群之前就会死亡，因此新的局部种群建立的速率被假定为扩散个体的迁入参数 α 和新的局部种群建立的概率 β 的乘积。局部种群的大小由于个体的迁出而减少，这一点显然是非密度制约的。同时个体的迁入和种群的增长导致局部种群大小的增加。局部种群的增长一般可用 Logistic 方程去描述（为简单计，生境斑块的环境容量可以被假定为 1）。一些实验研究已经表明，个体的迁入将会提高局部种群的增长率（Smith　1974；Rey，Strong　1983；Conner 等　1983；Fabrig，Merriam　1985）。

方程 7.14 的平衡值给出了 N 和 p 的两个关系：

$$N^{*}=(1-a)+abp^{*} \qquad 7.15$$

其中 $a=m/\gamma$，$b=\alpha/(\alpha+\nu)$，以及

$$N^{*}=(c/b)/(1-p^{*}) \qquad 7.16$$

其中 $c=e/\beta m$。方程 7.11 和方程 7.12 的交点给出了系统的正平衡位置，并且方程 7.15 和方

程 7.16 也给出了 N 与 p 之间的正相关关系。

当 $c/b<(1-a)$ 时，方程 7.14 有一个稳定的平衡点，反之方程 7.14 没有正平衡点。在适当的条件下，方程 7.14 可以有两个正平衡位置。当迁入个体对于局部种群动态没有贡献时，即 $\alpha=0$ 时，则方程 7.14 的正平衡位置必定是不稳定的。这个结论也可以从不同的结构化异质种群模型中得到（Hanski　1985b；Hastings　1991；Roughgarden，Iwasa　1986）。

在方程 7.14 中，被占据的生境斑块的比例的改变依赖于局部种群的灭绝概率和新的局部种群建立的速率，而平均局部种群的大小则会受到扩散个体的扩散率以及扩散个体的死亡率的影响。Gadgil（1971）认为，平均局部种群的大小会随着生境斑块间的隔离程度的增加而减少，因为生境斑块间的隔离程度的增加导致了扩散个体死亡率的增加。Fahrig 和 Merriam（1985）对于白足鼠（*Peromyscus leucopus*）的实验种群和野外种群的研究也表明，生境斑块间的隔离程度会影响到平均局部种群的大小。

依据平均局部种群的大小 N 和异质种群的大小 p，可以将生存在斑块生境中的种划分为 4 种不同的类型：①具有较大的 N 和 p 的种，这样的种被称为核心种（core species）；②具有较小的 N 和 p 的种，这样的种被称为附属种，也称为卫星种（satellite species）；③具有较小的 N，但具有较大的 p 的种，这样的种被称为田园种（rural species）；④具有较大的 N，但具有较小 p 的种，这样的种被称为城市种（urban species）。在这 4 种类型中，前两种是由 Hanski（1982*a*）定义的，后两种是由 Soderstrom（1989）定义的。

在斑块生境中，第②、③、④种类型被称为稀有种。因此较重要的问题就是：方程 7.14 对于稀有种的特征能够说明些什么？在方程 7.14 中，比较小的增长率（γ/m）和比较小的局部种群灭绝概率与新局部种群的建立速率之比（c/β）能够刻划田园种。与之相反，较大的 γ/m 和 c/β 则能够刻划城市种。扩散个体死亡率的增加会将一个核心种转变为附属种。Soderstrom（1989）的研究提供了一个检验以上结果的例子。他调查了在瑞典北部的云杉林样地中的一些苔藓植物的特征。在被占据的样地中局部种群的大小是以覆盖可利用原木的百分比做为测度的。Soderstrom 在他的研究中区分出了 3 个城市种，7 个核心种，7 个卫星种和几个田园种。3 个城市种都只能进行无性繁殖，也就是说这 3 个种或许可以有比较高的局部种群增长率，但是它们的扩散率却是比较低的。这一点也恰恰是城市种的特征。7 个核心种能够进行有性和无性繁殖，它们具有比较高的有性和无性繁殖率。而 7 个卫星种却只能进行有性繁殖，即卫星种的局部种群增长率显然是要低于核心种。只有田园种具有比较适中的有性和无性繁殖率。

7.6　生境斑块异质性与异质种群动态

在前面所讨论的异质种群模型中，总是假定所有的生境斑块都具有相同的大小和性质，并且局部种群大小之间的差异仅仅是由于局部种群的“历史”原因造成的，而不是由于生境斑块间的差异造成的。严格地说这种假定显然是有问题的，因为一个异质种群的结构通常是由那些较大的局部种群所决定的，并且这些较大的局部种群都是存在于条件较好的生境斑块之中，在它们的周围都是一些不稳定的小的局部种群（Harrison　1991）。

方程 7.13 表明，随着被占据的生境斑块比例的增加，局部种群的灭绝率将会降低。但是，如果生境斑块间是有差异的，并且这种差异会影响到局部种群的灭绝率，那么对于那些已经

占据了很多的生境斑块的异质种群来说，它们的平均局部种群灭绝率就自然要高于那些只占据了比较少的生境斑块的异质种群，这是因为扩散个体趋向于首先占据那些具有较好生存条件的生境斑块。因而不难发现生境斑块异质性与“救援效应”对于平均局部种群大小的影响是完全不同的。同时我们也会看到，当异质种群的大小为一个适当值的时候，会存在一个平均局部种群大小的最大值。

为说明生境斑块异质性，将方程 7.13 改写为

$$\frac{dp}{dt}=mp\ (1-p)\ -e_o\exp\ \{-ap\}\ p^{1+\tau} \qquad 7.17$$

显而易见，较小的 τ 值意味着生境斑块间有较大的差异，并且只有部分的生境斑块具有比较好的生存条件。那些占据了具有较好生存条件的生境斑块的局部种群自然有比较低的灭绝率。对于具有非常小的 p 值的异质种群来说，方程 7.17 给出了一个很低的异质种群的灭绝率。显然这是不真实的，但是一般说来这并不会影响方程 7.17 所具有的生态学意义。方程 7.17 的主要结论是在一个斑块生境系统中不同大小的异质种群的平衡值会趋向于一个双峰分布（bimodal distribution）。

7.7 影响异质种群动态的随机因素

May (1973) 将影响种群增长的随机因素做了一个重要的划分：①统计随机性，这类随机性涉及到不相关个体的出生和死亡的随机事件；②环境随机性，这类随机性是由于一些环境上的原因导致了个体之间相关的出生和死亡事件。例如由于意外的霜冻会使个体的死亡率增加，同时在寒冷多雨的春季也会使得个体的交配成功率很低。

在异质种群理论中也可以将影响异质种群动态的随机因素划分为 4 种不同的类型（Hanski 1991)，即①统计随机性；②迁移—灭绝随机性；③环境随机性；④区域随机性。显然在以上 4 种随机因素中，统计随机性和环境随机性是影响到局部种群水平上的随机因素，而迁移—灭绝随机性和区域随机性则是作用在异质种群水平上的随机因素，并且它们是分别对应于统计随机性和环境随机性的，也就是说迁移—灭绝随机性所涉及到的是在局部种群之间没有相关性的局部种群的灭绝和新的局部种群建立的事件，而区域随机性则是由于一些环境上的原因所导致的具有相关性的局部种群的灭绝和新的局部种群建立的事件（表 7-4)。

表 7-4 异质种群中 4 种随机因素的区别（Hanski 1991）

随机性的类型	影响的单位	单位之间的相关性
统计随机性	个体	不相关
迁移—灭绝随机性	种群	不相关
环境随机性	个体	相关
区域随机性	种群	相关

7.7.1 迁移—灭绝随机性

真实的异质种群是由有限的局部种群所构成的。当局部种群的数量非常小时，或者说当

局部种群的随机灭绝不能被忽略时，我们会看到即便是 Levins 模型所预测的能够长久存在的异质种群也可能很快就会灭绝。这是因为这些局部种群可能会在同一时刻灭绝。在统计随机性的情况下，20 个繁殖雌体被称为“魔鬼”数量。在这个数量之下，种群将会由于统计随机性而灭绝（Soule　1986）。我们自然可以预期异质种群也会有这样的性质。

1982 年，Nisbert 和 Gurney 给出了一个异质种群的平均灭绝时间 T_M的近似估计，即有

$$T_M = T_L \exp\ \{\hat{p}^2 / \ [2\ (H-\hat{p})]\} \tag{7.18}$$

其中 T_L是局部种群的平均寿命，H 是生境斑块的总数，$\hat{p}$ 是局部种群的平衡数量，即

$$\hat{p} = H\ (1-1/mT_L)$$

其中 m 是与新的局部种群建立有关的参数。方程 7.18 可以被改写为

$$T_M = T_L \exp\ \{H\ (mT_L + 1/mT_L - 2)\ /2\} \tag{7.19}$$

上式表明，异质种群的平均寿命将会随着 H 的增加而指数式地增加。如果 $H=20$，$\hat{p}=10$，则 T_M几乎是 T_L的 150 倍。Nisbert 和 Gurney（1982）发现，如果被占据的生境斑块的平均比例超过了 $3H^{-0.5}$的话，那么异质种群将会存在很长的时间。如果有一半的生境斑块在平均意义上已被占据，那么一个异质种群要存在足够长的时间，H 就必须大于 36，但是如果仅有 10%的生境斑块被占据，H 就必须大于 900。

对于异质种群的持续存在来说，正确地区分统计随机性和迁移—灭绝随机性的效应是非常重要的。如果统计随机性是局部种群灭绝的唯一原因，那么异质种群的存在时间将会随着环境破碎化程度的增加而减少，这是因为当局部种群的大小降低到某一个极限时，统计随机性的作用将会变得非常重要（Burkey　1989）。但是如果当局部种群的数量比较小时，统计随机性和迁移—灭绝随机性的作用却是完全不同的。目前对于环境破碎化程度对于异质种群持续存在的确切影响还不十分清楚。

7.7.2　区域随机性

区域随机性对于异质种群动态的影响是重要的。Levins（1969，1970）分析了局部种群灭绝率的瞬间变异的问题。Den Boer（1968）强调在局部种群之间的风险扩散（spreading of risk）的重要性。Gilpin（1990）、Harrison 和 Quinn（1990）则特别指出了在异质种群动态中的相关灭绝事件的意义。所有这一切都涉及到区域随机性的作用。

我们知道，在种群生态学中环境随机性会增加局部种群的灭绝率，因而一般说来环境随机性会导致异质种群平均寿命的减少。同样，区域随机性也是导致异质种群平均寿命减少的一个重要原因。区域随机性对于异质种群的作用非常类似于环境随机性对于局部种群的作用。如果假定不存在区域随机性，那么即使所有的局部种群都非常小（这意味着统计随机性对于这些小的局部种群来说是非常重要的），则异质种群的平均寿命也比一个较大的单一种群的平均寿命长得多（Quinn，Hastings　1987）。但是如果区域随机性是存在的，并且区域随机性的作用还比较强时，以上的结论就是有问题的（Goodman　1987；Gilpin　1988，1990）。表7-5总结了不同类型的随机性的作用是怎样依赖于生境斑块的大小和数量的。

表 7-5 影响随机性的环境因素（Hanski 1991）

随机性的类型	环境因素的类型	不同类型随机性的结合			
		1	2	3	4
统计随机性	小的生境斑块	＋	＋	－	－
迁移—灭绝随机性	生境斑块的数量不多	－	＋	＋	－
环境随机性	生境斑块的任意状态	－	－	＋	＋
区域随机性	生境斑块间的隔离程度比较小	－	－	－	＋

在一个由数量不多的局部种群所构成的异质种群中，统计随机性和迁移—灭绝随机性的作用就非常重要，然而环境随机性和区域随机性则在任何环境系统中都会起作用。当生境斑块间的隔离程度比较小时，区域随机性的作用更容易被观察到。在表 7-5 的“不同类型随机性的结合”一项中，“＋”号表示某种随机性的作用较强，而“－”号则表示某种随机性的作用较弱。Burkey（1989）、Quinn 和 Hastings（1987）分别研究了结合 1 和结合 3 对于异质种群平均寿命的影响。在结合 1 的条件下，增加生境斑块的破碎化程度会降低异质种群的平均寿命，然而在结合 3 的条件下，异质种群的平均寿命会随着生境破碎化程度的增加而增加。

表 7-5 表明，增加生境斑块间的隔离程度会减弱区域随机性的作用，因而会提高异质种群的平均寿命（Baars 1979；Baars，van Dijk 1984）。但是也必须注意到，生境斑块间隔离程度的增加也会降低新的局部种群建立的速率，因而也会对异质种群的平均寿命产生不利的影响。一般说来，具有高扩散率和低区域随机性的种应当被期望具有比较长的异质种群平均寿命，而具有低扩散率和高区域随机性的种则被期望具有比较短的异质种群平均寿命（Roff 1974；Hanski 1991）。

近年来异质种群的观点越来越受到保护生物学家的关注。随着人类和其他生物赖以生存的环境的破碎化程度愈来愈高，有关异质种群的理论将会被广泛地应用于保护生物学研究。异质种群理论在保护生物学中将主要涉及到环境破碎化的种群动态和遗传进化的结局，以及自然保护区的设计原理。

许多以前是连续分布的种由于生境破碎化而转变为异质种群。研究这样的种的种群动态是为了提出一些适当的管理方法以保证其不会灭绝。在美国北部针叶林中的斑点猫头鹰的保护生物学问题是一个著名的例子。一般说来，一个在刚刚破碎化的栖息地中生存的种通常还不具备一个异质种群的功能，因为这时个体也许只有很弱的迁移能力，因而这样的种很容易灭绝。Brown（1971）关于山顶小哺乳类的研究是一个比较著名的例子。Brown 的研究表明，对于总的灭绝过程来说，绝大多数的种总是在缓慢地下降。对于这种情况，有效的管理可以提供人工的迁移以防止种的灭绝。在这里异质种群模型的作用是非常明显的。Rolstad（1991）讨论了许多涉及到生境破碎化的问题，或者说不同的种在生境的不同的破碎化过程中是怎样变化的。这一问题涉及到环境演变的结局。当然在同一生境中可能存在着许多不同的种，并且它们都以各自不同的方式适应着栖息地的破碎化过程，因而这也许会对解决保护生物学问题带来非常大的困难。

长期以来，关于 SLOSS 的争论，即保护计划是应该建立一个大的保护区还是建立几个相互联系的小保护区的争论，其关键就是一个异质种群的问题。但是当保护的目的不仅仅是为了一个或几个种，而是在整体上考虑物种多样性的保护时，则必须要考虑异质群落（meta-community）的问题。有关这方面的研究已有相当的进展（Taylor 1991；Caswell 1991）。

异质种群结构在遗传进化方面具有重要的意义。如果一个种具有 Levins 模型的结构，则种群遗传杂合性的损失将会被加速。Gilpin (1991) 发展 Naruyama、Kimura (1980) 以及 Ewens (1988) 的工作，并计算了在异质种群中有效种群的大小。与经典种群生物学和种群遗传学相比，在异质种群中有效种群可以很小。Gilpin 认为那些在种群中具有显著的低杂合性的情形是可以用异质种群理论来加以解释的。

第 8 章　物种灭绝机制

若将物种灭绝视作一个动态过程的话，物种灭绝和物种濒危的区别是它们分别处于某一特定物种走向消亡过程的不同阶段。物种多样性保护的对象是濒危物种而不是已灭绝的物种。然而，对于在自然状况下或人类活动影响下灭绝了的物种的濒危过程和机制的认识，势必对现存濒危物种的保护具有重要的启发意义。

8.1　外部机制

灭绝是一种复杂的现象。它既有生物内在的因素，也有外部环境的原因；它既是偶然的，不可预测的，也是决定性的，由生物发展规律所决定的。对物种施加任何一种压力，无论生物学还是物理学方面的，都将可能使其灭绝。人类对物种灭绝的影响不仅远远超过其他任何生物类群，而且也是地球历史上任何一个灾变事件所不能相比的。当然，这难以用现有的实验手段加以证明。同时，各个学者对于物种灭绝的机制和因素也存在着不同的见解。影响物种生存的外部因素包括生物学机制、物理学机制和人为活动。

8.1.1　生物学机制

8.1.1.1　物种灭绝与种间竞争

当竞争发生在两个种或两个同时利用同一种资源的种群时，两者中一方个体数目的增加会导致另一方适合度的降低。竞争分为两种类型：①资源利用性竞争：指两个种或种群同时利用同一种自然资源，但它们之间并不发生相互作用；②互干涉竞争：指一个物种往往以某种行为阻碍另一物种的生存。远隔作用（allelopathy）就是一种普遍的互干涉竞争（Frankel 等　1981）。

生态习性相似的种往往构成镶嵌分布型(mosaic distributional pattern)，使两个竞争物种可能长期共存。然而在较小的岛屿，一个新的物种的侵入有可能导致当地种的灭绝。这是因为较小的岛屿面积减少了当地种寻找其避难所的机遇，而在较大面积的岛屿和大陆可能找到避难所，从而能和侵入种建立镶嵌分布的关系。

竞争可能使一个物种的地理分布范围和密度减少。只有在特殊情况下，如较小的岛屿、重大的地质事件以及人类干扰，才有可能使一个物种或种群走向灭绝。竞争往往要伴随其他因素才会导致物种的灭绝。倘若说一条绳索将一个物种拉向灭绝，那么，竞争则是这条绳索中的一束线。因此，竞争是导致物种灭绝的因素之一。

本章作者：王印政

8.1.1.2　物种灭绝与捕食者——猎物动态的关系

广义的捕食者概念，包括草食者、肉食者和寄生虫（Merrell　1981）。在由捕食者与猎物种群密度构成的坐标系中，捕食者与猎物种群常常围绕着一个平衡点按照一定的周期摆动。捕食者种群跟随猎物种群的变化而变化，但落后于猎物种群。当受到外界条件影响后，随机干扰可能会增加其摆动的幅度，甚至触及某个坐标轴，进而一个种群灭绝，或两个种群同时灭绝。捕食者大爆发往往使猎物遭遇恶运。例如，松毛虫的大爆发使针叶林受到严重危害；原分布于美国东北沿海的松鸡的灭绝和苍鹰的大爆发有直接关系。

不同的草食者采食植物的不同部位，有些是食叶性的，有些是食果性的，有些则是食幼苗性或食种子性的。大量草食者的存在能够在短期内使一个物种的个体数量迅速减少。草食者和特定植物种个体数量的动态平衡更常见。只有在特殊情况下，如受新侵入或新引进的食草动物、昆虫、病害的流行以及恶劣气候等方面的影响下，这种动态平衡才会被破坏。在草食者和特定植物种之间长期以来所建立的动态平衡被打破之后，系统中某些物种有可能会变得十分脆弱，在接踵而来的各种外界干扰下不能有效地应变而有可能灭绝。

除自身的直接作用外，捕食者也间接地影响着其他物种的竞争。例如水獭的出现可以彻底消灭海胆，而海胆则以多年生的海藻（*Laminaria*）为食。在没有水獭时，海胆的数量增多，这时一年生的海藻占绝对优势；相反，当水獭普遍出现时，海胆几乎消失，多年生的海藻占绝对优势，最终一年生的海藻彻底消失（Frankel 等　1981）。

捕食者和猎物种群的大小经常发生波动，同时环境也不断地发生变化，一些偶然性因素会使两者之间的平衡失调，此时捕食者或猎物种群便可能出现低于维持正常生存所需要的个体数目的现象。这样，由于个体数目极为稀少而且不能有效地适应变化的环境，该物种则随时存在着灭绝的可能。

8.1.1.3　物种灭绝与病菌及病害的流行

从适合度意义上讲，有毒病菌的适应性很差，这是因为有毒病菌使寄主致死或严重衰弱的同时，也不可避免地导致了自身的灭亡。病菌常常是导致物种灭绝的一个重要因素。在这方面，病菌和捕食者具有共同的特点，即病菌的生存往往建立在寄主或被食者生存活力的基础之上。这种相互依存关系的自然结果是形成“特有性平衡”(endemic balance)。在这种情况下，病菌的致病能力减弱，这是在长期的协同进化过程中逐渐形成的。在这一过程中，被寄生物种对病菌逐渐产生了抗性，同时病原体（pathogen）的毒性也逐渐降低。由此推论，病害的广泛流行应该是相当罕见的。只有在长期存在的生态平衡被打破的情况下，该区域才有可能发生广泛的病害流行。病害流行通常可分两种情形，即：①当易受感染的寄主物种从未受病菌感染的区域迁入病菌感染强烈的地区时；②当病菌传入没有病菌传染的地区时。一些学者认为，在一个孤立的生物区系中突然流行病害，往往出现灭绝波（wave of extinction）。

导致病害流行的一个因素是接触传染。种群成员的频繁接触为高毒性感染病菌的存活创造了必要的条件。现代城市居民最容易遭受严重的病菌流行的感染，而史前人类由于分别生活在较小的被隔离的区域，则很少发生病菌的广泛传播。显然，如果一个物种的不同种群分别生存在相对隔离的地区，则可避免病菌的严重感染，避免因病菌的广泛流行所导致的灭绝。许多物种的镶嵌分布式样也许是生物在漫长的进化过程中逐渐发展起来的适应策略。

综上所述，竞争、捕食和流行病等单个因素都不可能导致一个物种的灭绝，尤其对稳定

发展的陆地生物区系来说更是如此。就现在所掌握的资料来看，除岛屿外，至少近 300 年来还没有发现任何一个物种的灭绝纯粹是由于这些因素单独作用的结果。然而，这些并不能说明上述因素对研究灭绝和进化不重要。它们之中任何一个的存在都使物种增加了能量和遗传上的负载，再加上某些时期内种群中个体期望寿命缩短，就会改变生物种群的大小和缩小其分布范围。在这种情况下，接踵而来的偶然事件就容易将一个物种推向灭绝。

8.1.1.4 物种灭绝中的第一冲击效应

松鸡原广泛分布于美国东北部沿海地区，从缅因州一直到弗吉尼亚州。19 世纪这一地区的工业迅速兴起，人口急剧膨胀，松鸡遭到大量捕杀。由于捕杀过度，该种很快从原分布的绝大部分地区消失。1870 年，松鸡仅生存于马萨诸塞州的一个小岛上。到了 1908 年，该小岛上的松鸡只剩下 50 只。1908 年建立了 1 600 英亩的保护区后，这 50 只松鸡才得以保存下来。到 1915 年，该岛上的松鸡已自然增殖到 2 000 只。然而，1916 年以后，该岛上接踵而来地发生了导致松鸡灭绝的一系列事件。首先是森林火灾，然后是松鸡的捕食者——苍鹰的大爆发，再是百年罕见的低温冻害天气，加上由于种群数目的减少和性比例失调所引起的近交，以及来自家养火鸡的病菌传播流行。这些连续性事件致使松鸡到 1927 年锐减到 11 只雄鸡和 2 只雌鸡，到 1928 年底仅剩 1 只，该只松鸡于 1932 年 3 月 11 日死亡，从而宣告松鸡从地球上灭绝（Raup 1991）。

松鸡的灭绝过程可分为两个阶段。第一阶段：对松鸡的生存从未有过的强烈冲击，即人类大量无度的捕杀。该阶段使松鸡的地理分布范围迅速缩减。第二阶段则始于 1916 年，即一系列接踵而来的生物学和物理学事件使该种最终走向灭绝。倘若没有第一阶段突如其来的强烈冲击使之仅生存于一个小岛上，第二阶段中任何一个事件的发生都不可能有如此巨大的效果。无论是火灾、苍鹰捕猎、低温冻害天气，还是近交和病害流行，只会使其中的一个地方种群消失，但要使该种彻底消失是不可能的。由此可见，第一阶段对松鸡突如其来的强烈冲击，即人类的过度捕杀是造成松鸡最终灭绝的首要因素，这就是第一冲击效应（first strike effect）。如果没有第一次远远超过其适应能力的突如其来的强烈冲击，一个已建立起完善的适应体系的物种很难迅速灭绝。由此看来当一个强烈的冲击使一个物种的地理分布或其他适应体系支离破碎时，该物种就很容易在一系列偶发事件中走向灭绝。

8.1.2 物理学机制

物种有其特定的生存要求，只有在特定的生存条件下才能稳定地发展，即便世界性分布种也不例外。从化石记录可以看到，一些世界性分布的类群在世界性气候和地质变化中常常灭绝，这并非是生物内部的原因，而是生物赖以生存的环境条件被破坏和变更的缘故。导致生境条件变更和破坏的因素可划分为 3 种类型，即缓慢的地质变化、气候变迁和灾变事件。

8.1.2.1 物种灭绝与缓慢的地质变化

使生物生存条件变更的缓慢地质变化主要指地球板块的移动、海域消失以及由此而产生的大陆生态地理条件的缓慢变化。地壳整个布局的改变破坏了原来的生存条件，同时又创造了新的生存环境。如二迭纪和三迭纪交界时期，超级大陆一联合古陆（Pangaea）的形成使大量生存在大陆架上的海洋生物灭绝，同时又为陆地生物的进化创造了必要条件。也正是在这一缓慢的地质变化中，裸子植物逐渐取代了蕨类植物，成为植被中的优势成分（详见第 5

章)。

8.1.2.2 物种灭绝和气候变迁

气候的变迁改变了生物在纬度和经度上的分布范围。气候的变迁还往往造成大量物种灭绝。根据化石记录 (Upchurch 和 Wolfe 1987)，晚白垩纪全球气候的干旱化使 38%的海生生物属彻底灭绝，陆地动物遭受灭绝的规模更大；第三纪始新世末期，由于气温迅速变冷，许多在古新世后期和始新世占优势的植物类群灭绝；第四纪冰川的影响又使大量的植物类群销声匿迹。

分布在岛屿的物种在气候发生变迁的情况下更容易灭绝。大陆上尽管具有广阔的空间，然而物种对其分布范围的调整并不如我们所想象的那样轻而易举。上述地质时期大量生物类群的灭绝就是例证。对于一个长期适应于某一特定气候的物种或分类群，其适应性以及适应性的调节范围总是有限度的。高纬度地区冬季的寒冷和短光照使得长期生存在热带地区的植物种类难以适应。每一个物种或分类群都有其固定的生活节律（生物钟），它的调节幅度是很有限度的。气候的变化或变迁超过了某一物种或分类群的调节限度，就可能导致该物种或分类群不可避免地走向灭绝。

8.1.2.3 物种灭绝和灾变事件

生物类群的大灭绝往往和地球上重大的灾变事件相关联。有些仅发生在局部区域，有些则是全球性的。Sepkoski (1982) 根据到目前为止所有的化石记录和地质上大量资料的统计和分析，揭示出地球历史上生物界曾经历了几次重大的灾变，即奥陶纪后期、泥盆纪后期、二迭纪后期、三迭纪后期和白垩纪后期。这 5 个时期都出现了生物类群的大量灭绝，如二迭纪后期，海洋生物中 83%的属消失 (Sepkoski 1986)，甚至有可能 96%的种类灭绝 (Raup 1979)，仅有 4%的种类幸存下来。这些灾变事件有些是地球内部的自身运动所致，如海退现象、火山爆发、造山运动及海洋作用；有些则是来自外部空间的干扰，如太阳系中一些小行星和地球的相撞、超新星 (supernova) 的爆炸等。这里仅就可能导致地球灾变事件发生的因素及其原因叙述如下。

8.1.2.4 海退现象中的生物区系危机

海平面的下降常常关系到多次生物区系的危机时期。海退明显地使大陆架生物类群生存空间的减少，导致种群数目的急剧减少，最终使大量物种灭绝。如二迭纪后期地球历史上最严重的生物区系危机可能是由于巨大的海退所致。尽管海退在减少海洋性生物生存空间的同时又扩展了陆地生物的生存空间，海退所导致的全球性气候变化仍使陆地生态系统不可避免地遭受到严重破坏并导致大量物种灭绝。当大陆普遍被浅海覆盖时，全球气候相对一致，呈现温暖和湿润的气候。海退则破坏了这种温和的海洋性气候，产生了从海域到内陆气候的差异，并且普遍出现干旱和气温的急剧变冷，大陆性气候的季节变化显著增强。尤其值得提出的是，气温的急剧变冷常常是生物区系发生严重危机的前兆。

8.1.2.5 火山爆发和造山运动所引发的生物大灭绝

火山爆发直接导致大量生物灭绝。短时期内大量的火山爆发时，其效应与小行星与地球相撞所产生的气候效应相似，大量的火山灰冲入大气层，加强了地球对光的反射能力，使辐

射到地球表面的太阳光迅速减少，导致地球表面的气温急剧下降。几次生物区系的危机均发生在火山爆发和造山运动时期。如奥陶纪后期、泥盆纪后期和白垩纪后期所发生的 3 次生物大灭绝事件均伴随着火山爆发和造山运动（McGhee 1989）。大多数火山爆发的持续时间和生物大灭绝时期相吻合。火山爆发对环境造成的压力最终导致地球局部生态系统的毁灭。

8.1.2.6 来自太阳系的灾变事件和地球生物的大灭绝

近年来，古生物学中一个有争论的问题是关于是否有一个体积巨大的小行星和地球相碰撞，从而导致了晚白垩纪生物界的大灭绝（Alvarez 等 1980）。据推测这颗小行星的体积大约是火星体积的一半，来自于火星和木星之间的行星带。碰撞后所带来的灾变性反应导致了地球生态系统的巨大破坏。在全球范围中呈不连续分布的麦斯特里希特时期之末的沉积岩中，人们发现矿物质具有被冲击的特征。另外，一种小球体（small spherule）也在碳含量较高的同一地层中被发现。这些小球体被认为是由于撞击引起巨大火焰所产生的碳粒。除含有异常铱元素之外，其他地质化学方面的异常现象也被认为是来自地球之外的。

这种碰撞对地球气候的影响力是巨大的。小行星在大气中燃烧以及和地球的相撞会产生大量的岩石碎片并弥散在大气中，至少要持续一个星期。这种尘埃云会阻碍所有的太阳光线射入地面，由于光线强度极低、光合作用不能进行，因此在几个月之内地球表面温度迅速下降，并一直维持在零度以下。除此之外，大气中会出现氰化物、氮氧化物等有毒气体，并可能导致全球性酸雨以及臭氧层的破坏等。这种气候的大骤变势必对生物圈产生重大的影响，而全球性气温急剧变冷往往就是生物大灭绝即将来临的征兆。

8.1.2.7 来自外星系的灾变事件可能引发地球生物大灭绝

长期以来，人们就一直猜测生物的大灭绝可能是由临近太阳系的星球或超新星的爆炸触发而产生的。其爆炸所产生的高能级辐射对地球生命是致命性的因素。此外，高辐射流使地球大气上层的气温急剧上升，产生强度对流作用，使大气低层的水蒸气上升到大气高层，并在大气高层结冰，从而在大气高层形成全球性的冰冻云层。这一冰冻云层使地球对太阳光线的反射力迅速增强，导致地球表面温度极度下降。

太阳系在银河系中相对位置的变化周期也可能触发地球生物的大灭绝。太阳系围绕银河系的平面做上下周期性运动，运动周期为 3.3 千万年。当太阳系离开银河系平面的中心位置进入两极时，地球就会暴露在高能级辐射流中，有可能导致整个地球的气候骤变。另有一种假说是，围绕在太阳系周围的欧奥特星云（Oort cloud）由于引力干扰，使太阳系遭受彗星雨的袭击。这一彗星雨在太阳系内就很有可能和地球相碰撞（Hut 等 1987）。天文力学研究表明，当太阳系运行轨道穿过银河系平面中的高密度区域或通过银河系的旋转背时，往往会产生引力干扰，前者周期为 3.3 千万年，后者周期则为 5 千万年。根据到目前为止所统计的资料，地球上生物的灭绝周期为 2.6 千万年。看来两种引力干扰的周期和地球生物的灭绝周期不尽一致。尽管如此，这些假说仍不失为探索地球生物灭绝原因的一条线索。

8.1.3 人类活动对生物区系的巨大冲击

人类活动对生命界进化的冲击，首先表现在对地球生态系统的巨大改变。一些大型动物由于被人类的大批杀戮而绝种，更多的动植物种类主要由于人类改变环境而灭绝。地球表面 40%的区域被人类作农业、城市、公路和水库之用，那些天然的动植物区系被农作物、混凝

土建筑和其他人工产品所替代。尚未灭绝的物种也面临着人类活动所引起的巨大的环境挑战。如巴西的圣保罗地区，从公元 1500 年至 1845 年间仅有 2%的森林被毁，然而自 1907 年以来，90%的森林已被毁灭殆尽。至 80 年代初，全球 41%的热带雨林已经消失（Balouet　1990）。统计资料表明，人类目前对热带森林的破坏仍以大约每分钟 47ha 的速度进行着。照此下去，热带森林将在 25 年到 50 年内消失，大量的热带生物种类在生物系统学家还未来得及鉴定归类之前就会消失掉（Frankel 等　1981）。由此可见，森林的破坏程度和人口的稠密程度的相关关系是不言而喻的，但同时更和人类获取自然资源的方式以及人类对自然认识的观念密切相关。

人类除了自身活动直接造成生物种类的灭绝之外，其间接影响也是巨大的。人工引种以及以人工造林代替天然森林常常改变某一区域的植物群落结构，从而打破了该区域各个生物类群，包括动物、植物和微生物长期以来所建立的平衡。此外，人工生态系统仅仅由单一或少数几个物种组成，如农作物种植、人工造林使得遗传多样性和变异性降低，因此是一种潜在的危险状况。在人工生态系统中，一种新的寄生病菌或掠食者可能使一个物种完全毁灭。例如 1970 年，美国的玉米就受到一种地方性蠕虫病的侵害。人类活动也是许多植物和动物病害流行的直接或间接原因。现代工业所排出的废气使大气中的二氧化碳含量迅速增高，导致全球性的大气温室效应。气温的升高往往使陆地沙漠化扩大，生态系统失调，自然环境恶化，从而使一些物种失去了原有的生存条件而灭绝。

目前动植物的进化速度不可能跟上人类改变地球面貌的步伐。地球历史上的大灭绝都经历了几百万年甚至几千万年的地质时期，而人类对森林的破坏导致的大量物种灭绝则发生在几百年或更短的时间内。有迹象表明，地球上的许多陆地植物和动物由于受到人类活动所产生的巨大环境压力，正在迅速地被推向灭绝深渊。

8.2　内在机制

根据化石记录，每次大灭绝之后，随之而来的是许多次生物类群的强烈分化和增殖，一些全新的高级类群随之出现，即生物类群巨大的分化波。恐龙灭绝之后哺乳动物迅速扩展就是一个典型例子。进化和灭绝看起来似乎是两种水火不相容的生物学现象，它既使生物走向完善，又使生物跌入深渊。然而，掀开面纱，究其本质便会发现，它们只是生命发展的两个不同侧面，既是对立的，又是统一的，构成了生命发展中永无止境的运动。

8.2.1　灭绝和进化创新

人们可以想象，如果没有物种灭绝，生物多样性不可能不断增加，物种形成便会被迫停止，这样，许多进化性创新如新的生命体和新的生命形式便不可能出现。由此看来，灭绝在进化中的作用就是通过消灭物种和减少生物多样性来为进化创新提供生态和地理空间。

灭绝推动进化在高等生物中随处可见，但在一些低等生物中却有例外。最典型的是前寒武纪处于优势地位的细菌和其他一些简单生物的早期化石，与它们现在生存的种类在形状和结构上很难区别，在漫长的地质年代里它们似乎没有多少变化，但这是否能够说明在这些生物类型中从未发生过灭绝，这个问题还值得探索。

8.2.2 物种灭绝与类群的系统发育年龄

在系统发育过程中处于幼期阶段的类群仍缺乏对环境的有效适应。自然选择创造了这些类群，同时常常在它们还没有来得及扩展自己时又将它们扼杀在摇篮之中了。这些现象在生命界是普遍发生的。对于新生类群来说，幼期阶段则是它们系统发育中的瓶颈阶段。在众多的新生类群中，只有少数类群能够度过这一瓶颈阶段。

任何一个物种或类群既有它发生和扩展的过程，也有它衰亡的过程。古生物学研究和化石记录表明，地球上几乎所有的大灭绝事件中，比较古老的支系往往受到较大的影响。在正常的地质时期，古老支系的灭绝率也比其他类群高得多。这些古老支系在系统发育过程中处于衰亡阶段，其生存脆弱性是显而易见的。正像个体生命的衰老过程在受精卵形成的瞬间就已经开始了一样，灭绝过程在新的物种或类群从其祖先种或姊妹种完成生殖隔离的同时即已开始。倘若说一个个体的生命是逐渐走向死亡的话，那么一个物种或类群适合度也缓慢地被侵蚀，直至其所有进化潜能全部耗尽，最终走向灭绝。

8.2.3 形态性状单一的类群容易灭绝

观察了大量生物化石类群之后，人们发现在正常地质年代形态性状单一的类群容易灭绝，而那些形态性状多样的类群则具有较高的生存率（Anstey 1978，1986）。两个种数相同的属在形态性状多样性方面可能相差极大；生物体的每一个外部形态都和它特定的生理功能相关联。形态性状多样的类群往往具有多样化的生理功能以及较完善的生态适应性。形态性状单一的类群似乎缺乏比较多样化的生理功能（尽管它们可能在某些生理功能方面具有一定优势），缺乏对外界干扰的应变能力，这可能是形态性状单一的类群易灭绝的主要原因。

8.2.4 特有类群尤其是特有属容易灭绝

通过观察白垩纪后期的大灭绝中北美双壳动物（Bivalves）和腹足类（Gastropods）灭绝和幸存种，发现了一个十分有趣的现象。即分布于海岸平原的特有属和非特有属的幸存率，在双壳类中分别是 9%和 55%，在腹足类中分别是 11%和 50%（Jablonski 1986b）。海岸平原区域特有属的灭绝率（91%，89%）明显高于非特有属（45%，50%）。后来对其他动物和植物类群所进行的古生物学研究也有类似结果：地方性特有类群，尤其是属级水平上的地方性特有类群更容易灭绝。一些地方性特有属在正常的地质年代具有丰富的多样性，然而却在大灭绝来临之时首遭恶运。这一现象引起了人们对有关地方性特有类群，尤其是地方性特有属进化问题的极大关注。同时，该灭绝式样也为生物多样性的保护提供了理论依据。

8.2.5 热带分布类群容易灭绝

热带雨林往往被认为具有相对稳定的群落结构，其物种丰富性以及群落结构的复杂性对灭绝具有更强的抗性，在正常地质时期的确如此。然而，当环境的干扰超出一定范围时，如全球性气温变冷时，热带区系中那种似乎很精细的群落结构则显得十分脆弱；当遇到与高纬度区域同样强度的环境干扰时，热带类群就会遭受大得多的损失（Jablonski 1986d）。此外，热带区系中的生物地理结构孕育了丰富的特有类群，在环境干扰下，这些特有类群很容易灭绝（Stanley 1988a，b）。

第 9 章 物种编目、濒危等级和保护优先序

物种多样性是遗传多样性的载体和生态系统多样性的基本功能单位，因而，物种是生物多样性保护的首要对象。开展物种保护，首先应对所保护的物种登记造册，即进行编目。由于经费等因素的限制，人们不可能对登记在册的全部物种同时施与同等的保护，而是要对物种需要保护的紧迫度加以区别，排出保护优先序。保护优先序的确定应具有科学依据，而不是仅取决于人类的喜好。主要基于物种生存现状的物种濒危等级是长期以来确定保护优先序和实施保护计划的主要科学依据。近些年来，一些分类学家提出区分物种的系统演化意义，从分类学角度提出了确定物种保护优先序的标准。本章将对物种编目、濒危等级划分和从系统学角度怎样确定物种保护优先序等内容加以介绍和讨论。

9.1 物种编目和监测

9.1.1 编目内容及意义

编目，顾名思义就是编制名录，在此是指对地球上存在的生物类群加以鉴定并汇集成名录。编目与分类学关系密切，但并不等同。分类学研究包括了编目的内容，但侧重于研究分类单元的亲缘关系和等级关系。编目则强调对现有的类群进行登记和评估，有时甚至只要求将登记的对象区分开来，分成可识别的分类单元或所谓的形态种（morphospecies），给予编码登录，而不必全部都给予详细的鉴定和命名，对于包含数以百万计有待描述的物种的类群（如节肢动物）而言，这是很有必要的。

编目应包含各分类单元的名称或代码以及分布地点这两项基本内容，详细的编目还应包括与物种生物学和生态学有关的信息（如发生时间、栖息地类型、种群大小等）。编目可在不同的地域级别开展，如全球范围、区域范围、国家范围或地区一级。编目信息可通过直接的野外调查和分析获得，也可对已有的文献（各类分类学论文、专著和地方志等）和资料（野外考察记录、标本收藏记录、动植物贸易记录等）进行整理收集。编目的成果形式是物种名录和物种编目数据库。

编目的意义在于：①确定某一区域已鉴定物种的名录，表明物种存在与否，直接提供物种的地理或栖息地分布信息，这是进行其他分析的基础；②可直接利用编目数据进行区域范围（如生物地理区、国家、气候带）物种多样性特征（物种丰富度、特有性等）的分析和比较，确定特有性集中地区（areas of endemism）和物种高度丰富（megadiversity）地区，这些知识对制定保护决策甚为重要；③对重要的经济物种的编目数据可直接用于指导生产实践；④编目可作为自然监测的一个重要手段，某一地区的物种种类和分布的变化可通过编目进行监

本章作者：袁德成

测，并可选择某些环境敏感类群作为环境指示类群进行长期的跟踪编目，达到环境监测的目的，从这个意义上来说编目和监测是自然保护中相互紧密联系的两个环节；⑤编目内容直接反映人类对自然界生物种类认识的深入程度。

地球上已描述的生物种类约为 140 万～1 800 万种，而估计总数为 500 万～1 500 万种（Stork　1994），一些种类在人类还未来得及发现和记录之前就可能已经灭绝（Raven，Wilson　1992）。对于已描述的种类我们也知之甚少，对很多种类的认识也仅仅局限于对来自一个地点的唯一或少数模式标本的原始描述（Stork　1994）。来自收藏标本或资料的物种多样性的知识主要基于相对非定量化和机会性的采集，即所谓的“博物馆采集”（museum collecting），这样的采集不能提供对物种相对多度（relative abundance）或有待发现物种种数的估计（Coddington 等　1991）。若依据以往物种编目方面的知识，无论对物种的实际数量还是对物种多度都不能给予比较准确的评估，也更满足不了监测的目的。对关心生物资源的可持续利用的人们，编目是先决条件（Stork，1994）。在当前环境变化迅速、生物资源丧失严重、分类调查及研究的经费和力量严重不足的情况下，编目作为记录和监测地球生物资源的经济有效的途径，不仅有必要而且相当迫切，对我国这样的生物资源丰富的发展中国家更是如此。

9.1.2　编目的程序和原则

编目的程序应包括设计、资料收集、补充调查、鉴定和编制名录或数据库等环节。其中设计就是根据编目的目的选定地域范围和涉及类群，规定编目条目和格式，制定实施计划和经费预算。资料收集是指尽可能全面地收集和利用有关区域和类群的已发表和未发表的资料，包括各类分类学论文、专著、地方志、采集记录、标本鉴定记录、动植物贸易记录和个人交流资料等，并根据编目计划的要求进行补充采集和调查。对获得的资料和标本进行整理，标本交有关分类专家进行鉴定。汇总全部分析资料和标本鉴定结果，将其编制成名录，可能时录入数据库。

编目分为一般编目和保护编目。一般编目是为了登记、评估和监测生物资源，涉及的类群和生境范围都要求尽可能多样。保护编目是为环境监测和保护规划提供依据，很大程度是监测项目，主要涉及对环境变化敏感和具有生态代表性的类群，通常应包括脊椎动物、植物和陆生节肢动物的类群。

两种编目都含有监测的目的，因而，全面、准确性和可比性是基本的要求。为求全面，需要考虑调查类群及相关的生态空间和时间因素；为求准确性，就要保证分析和鉴定结果的科学性和权威性，在调查分析中尽可能满足统计学和定量化的要求；为求可比性，就要求调查和分析方法标准化，尽可能地消除时间、地点和人员差异造成的误差。

目前已有的编目数据主要基于相对非数量化和机会性的采集，这类采集通常缺少采集方案设计，采集结果往往不具有空间和时间上的可比性。依据这样的采集结果进行的编目数据常常缺乏监测所要求的准确性和可比性。

为了达到编目的基本要求，满足监测目的，有必要对编目项目进行设计，制定采样方案（sampling protocol）和编目标准（di Castri 等　1992；Kremen 等　1993）。为此，首先要确定编目项目的目标和信息收集的范围。对调查对象的分布和生活周期（包括活动习性及气候变异的影响）及栖息环境也应有所考虑。项目可使用的经费、时间和人力资源也是项目设计和选择调查方法时应考虑的因素。概括起来，编目项目要遵循以下原则：

（1）目标明确：明确编目项目的目标，以此为依据确定编目的类型，从而进一步确定对

象、地理范围、调查和分析方法及结果汇总的方式。

（2）深度和广度结合：在满足编目目标要求的前提下，既要能体现时间、空间和对象的广泛性，又要有所突出，有所侧重，优先选择。在一些地点要长期定点进行调查，在另外一些地点只能进行不定期的抽样调查。对一些重点类群可作深入、全面的调查，对另外一些类群只能作一般性调查（比如只调查其组成和变动趋势）。

（3）标准化：包括采样方法（工具和操作）标准化，采样方案（样方大小和布局、采样频率和重复）标准化及记录表格（内容和形式）的标准化，以保证调查结果的可比性和可校验性。

（4）调查信息的完整性和最大化：在采样设计时，要尽可能充分地考虑与调查对象有关的各种变异因素，如空间分布的差异（海拔、坡向、生境等）和时间变异（时刻、季节、年代周期性）。在调查项目设计时，吸取生态学的知识，作一些统计学角度的考虑，会增加信息获取量。传统采集往往忽略了这种考虑。

（5）可行性：要考虑可用的经费和人力资源、调查方法是否能为调查者接受，以及采样设计是否可行等影响调查的主观和客观因素，并应尽量选择分类基础较好且容易鉴别的类群作为编目和监测的对象（Kremen 等　1993），保证调查方案实施的可行性。

9.1.3　重要的编目和监测计划

随着生物多样性研究和保护的受重视程度的增加，越来越多的编目和监测项目正在进行或酝酿之中，方法上也越来越多地采纳一些先进的技术手段，包括计算机数据库、GIS、多媒体和网络技术及遥感调查和监测技术，并且越来越突出国际或国家间的合作。

9.1.3.1　全球范围编目和监测计划

目前针对全球范围的最重要的编目和监测项目当属 WCMC（世界保护监测中心）的数据库和监测系统。在 WCMC 系统中包括了多个动植物类群（主要是与保护和发展有关的类群）的编目数据库，还包括了与保护有关的栖息地（特别是热带森林、珊瑚礁和湿地）数据库、国家公园和保护区网络数据库及野生动植物国际贸易数据库，大部分信息由 GIS 管理。WCMC 还参与为发展中国家扩充国家级的数据管理和监测能力及发展数据交流网络提供技术援助。

由联合国教科文组织（UNESCO）、环境问题委员会（SCOPE）和国际生物科学联合会（IUBS）于 1990 年共同发起和组织的 DIVERSITAS 国际项目中的一项重要内容也是编目和监测（di Castri 等　1992），该项目涉及分布全球的 5 个生态类型（热带森林、温带森林、稀树干草原、草原和冻原）的 25 个地点，其中一些地点进行包括全部类群的编目，其余地点仅选择关键类群进行编目。我国参加了其 DIWPA（The International Network for DIVERSITAS in Western Pacific and Asia）子项目。

另一项与全球编目和监测有关的项目是国际农业和生命科学中心（CAB International）发起和组织的国际生物网络（BionNet-INTERNATIONAL）项目，该网络是关于节肢动物、线虫和微生物的技术合作全球网络，目的在于增强发展中国家对这些类群的分类研究的能力和财力，也包括对这些类群的编目内容。目前已建成了加勒比地区局域网（CARINET），按计划还将建设多个以互惠方式相互连接的局域网（loop）。

“系统学 2000 年议程”（Systematic Agenda 2000）是 1994 年由美国植物分类学家学会（American Society of Plant Taxonomists）、系统生物学家学会（Society of Systematic Biolo-

gists）和亨尼希学会（Willi Hennig Society）组织共同提出的，该议程计划用 25 年的时间对世界生物进行全面调查编目，它号召全世界的有关科学家共同参加，由工业化国家每年提供 30 亿美元的资金，目标是在下世纪对地球上的全部生物种类给予描述和编目及建立物种特征信息数据库。在美国，该项目将作为美国全国生物调查项目的补充。

9.1.3.2 区域和国家范围编目和监测计划

80 年代以来，主要由美国、英国和日本科学家组织或参与的南美和东南亚地区热带森林生物多样性调查项目成果显著，其中最著名的包括美国自然保护组织（TNC）南美保护区编目和监测项目、美国史密森研究院人与生物圈办公室（MAB/SI）热带森林监测项目及英国自然博物馆（BMNH）东南亚生物多样性调查项目。

许多国家都制定并开展了本国的动植物编目计划，其中包括加拿大、美国、哥斯达黎加和澳大利亚等国。哥斯达黎加国家生物多样性研究所（INBio）成为推动国家级生物多样性编目和保护的典范（Gamez，Gauld 1993），其项目设计和实施经验对发展中国家开展本国的生物多样性编目具有重要的参考意义。

我国将建立全国范围的生物多样性信息和监测网，此举被列为国家生物多样性保护行动计划目标之一，中国科学院正在开展的中国生态系统研究网络（CERN）、生物多样性研究和信息管理（BRIM）项目，为我国生物多样性编目建立了良好的基础。

9.2 物种濒危等级

对物种进行濒危等级划分具有科学和实用两方面的意义。从科学的角度来说，划分濒危等级能对物种的濒危现状和生存前景给予一个客观的评估，并提供一个相互比较的基础，在一定程度上既是以往调查和研究结果的一个汇总，又提出了需要深入和补充研究的内容。从实用的角度来说，能将物种按其受威胁的严重程度和灭绝的危险程度分等级归类，简单明了地显示物种的濒危状态，提供开展物种保护及制定保护优先方案的依据。一些国际和国家的物种保护行动计划（包括有关的公约和立法）也以此为依据。IUCN 的红皮书和红色名录为这两方面提供了最好的例证。

9.2.1 濒危等级划分的标准

濒危等级划分的标准兼顾科学性和实用性。科学性要求这类标准客观、准确和精细，尽可能地使用定量而不是定性的依据，要求所使用的数据尽可能地全面、充足和精确。实用性则强调标准的简单、实用，要满足不同水平操作者和各个类群的实际需要（这就要求操作起来有一定的灵活性）及某些情况下的应急需要。因两方面的要求有时是相互矛盾的，所以标准的制定常处于一种两难的境地。为了达到科学严谨和实用方便两者之间的平衡，对 IUCN 物种濒危等级和 CITES 附录等级标准进行了反复修订。对于物种濒危等级的标准，在早期主要使用了容易操作的定性指标（IUCN 1984，1988；Rabinowitz 等 1986），为了克服定性指标的主观性和随意性，现在越来越多地引入了更客观的定量指标（Mace，Lande 1991；IUCN 1994）。

确定物种濒危等级的主要定性指标如：种群数（现状：多或少；变化趋势：增加或减

少)，种群大小（现状：大或小；变化趋势：上升或下降)，种群特性（是否都是小种群)，分布范围（或发生范围)（宽或窄)，分布格局（有无破碎化或岛屿化现象和趋势)，栖息地类型（单一、少数或多样)，栖息地质量（现状：好或坏；变化趋势：改善或退化)，栖息地面积（现状：大或小；变化趋势：增大或减小)，致危因素（存在与否)，灭绝危险（有或无)。主要的定量指标：种群个体总数（特别是成熟个体数)，亚种群数，亚种群个体数（特别是构成小种群的阈值)，分布面积（或占有面积)，分布地点数，栖息地面积，以及在一段时间内（年或代）以上各指标的上升或下降的比率和物种或种群灭绝几率（用 PVA 方法计算)。

9.2.2　IUCN 濒危物种等级

濒危物种红皮书（Red Data Book）概念始于本世纪 60 年代，最早由 Peter Scott 爵士提出。其目的是根据物种受威胁的严重程度和估计灭绝的危险性将物种列入不同的濒危等级。IUCN根据所收集到的可用信息编制全球范围的红皮书，但不久这种概念被一些国家所采纳，用于编制国家或地区级的红皮书。书中所涉及的类群也从早期的陆生脊椎动物扩展到无脊椎动物和植物。红皮书内容逐年增加，最后不得不用仅含有 IUCN 批准的濒危物种名录的所谓红色名录 (Red List) 来取代它。需要指出的是 IUCN 红色名录规定的等级适用于国际或全球范围的有关物种，而一些仅针对国家范围内物种的国家级红色名录规定的等级仅适用于特定的国家，两者应有所区别。

近 30 年来，IUCN 红皮书或红色名录濒危物种等级系统得到国际上许多政府和非政府组织的借鉴和采纳。WCMC 在其一系列红皮书中应用 IUCN 等级系统对 6 万种植物和2 000种动物受威胁状态进行了评估。自 1986 年起，WCMC 与 IUCN 合作每两年对动物红色名录修订出版一次。IUCN 等级系统也被用于显示特定地域的保护优先序（Kiew　1991)。一些国家包括我国也依据或参考该系统审定和出版各自国家级的动植物红皮书和红色名录（解焱和汪松　1995)。

自 60 年代以来，IUCN 沿用的濒危物种等级系统主要包含了 6 个等级（IUCN　1984；IUCN　1988)，各等级定义如下：

(1) 灭绝（Extinct）(Ex)：过去的 50 年里在野外没有被肯定地发现的物种（同 CITES 所使用的标准)。

(2) 濒危（Endangered）(E)：面临灭绝的危险的类群，当致危因素继续作用时它们将不大可能生存。包括那些数量已降至临界水平或其栖息地剧烈减少以致于被认为随时可能灭绝的危险的类群。也包括那些可能已经灭绝、但在过去 50 年里在野外被肯定地观察到的类群。

(3) 易危（Vulnerable）(V)：如果致危因素继续作用，则可能很快就会沦至濒危等级的类群。包括那些由于受过度开发、栖息地广泛遭破坏或环境干扰的大部分或全部种群的数量正在下降的类群，以及那些种群严重耗减，其基本安全不能得到保证的类群，还包括那些种群尽管仍较丰富，但其整个分布范围都处在严重的不利因素的威胁下的类群。

(4) 稀有（Rare）(R)：在全世界其种群均较小，目前虽有危险，但尚不属于濒危或易危等级。这些类群通常局限分布在狭窄的地理区域或栖息地，或稀疏地分布在更为广阔的范围。

(5) 未定（Indeterminate）(I)：已知属于“濒危”、“易危”或“稀有”等级，但由于资料不全不能确切归入其中之一的类群。

(6) 欠了解（Insufficiently Known）(K)：怀疑但由于缺乏资料而不能确切地归入以上任一等级的类群。

在 IUCN 红皮书之一的《世界濒危凤蝶》一书中还使用了“脱危”一级（Collins，Morris 1985），其解释为：

脱危（Out of Danger）（O）：以前曾列入以上等级之一，但由于采取了有效的保护措施或以往的生存威胁已解除，目前被认为是相对安全的类群。

多年来 IUCN 就在酝酿对此系统进行修订。正式通过了新的濒危物种等级系统（图 9-1），并为各等级重新进行了定义，提出了极危、濒危和易危等级的确定标准，用于替代在此以前广泛使用的系统（IUCN 1994）。

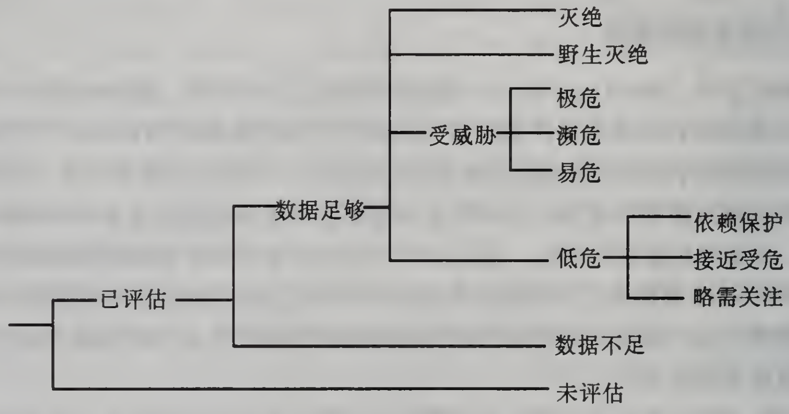


图 9-1 IUCN 濒危等级结构

IUCN 濒危物种新等级系统各等级定义如下：

（1）灭绝（Extinct）（EX）：一分类单元如果没有理由怀疑其最后的个体已经死亡，即可列为灭绝。

（2）野生灭绝（Extinct in the Wild）（EW）：一分类单元如果已知仅生活在栽培和圈养条件下或仅作为一个（或多个）驯化种群远离其过去的分布区生活时，即为野生灭绝。对一分类单元来说，若于适当的时间（昼夜、季节、年份），在其整个历史分布范围内，对其已知和可能的栖息地进行了彻底调查，未记录到任何个体，即可认为该分类单元为野生灭绝。调查应在与该分类单元的生活史和生活型相应的时间范围上进行。

（3）极危（Critically Endangered）（CR）：一分类单元在野外随时灭绝的几率极高（符合下文关于“极危”的标准），即可列为极危。

（4）濒危（Endangered）（EN）：一分类单元虽未达到极危，但在不久的将来野生灭绝的几率很高（符合下文关于“濒危”的标准），即可列为濒危。

（5）易危（Vulnerable）（VU）：一分类单元虽未达到极危或濒危，但在未来的中期内野生灭绝的几率较高（符合下文关于“易危”的标准），即可列为易危。

（6）低危（Lower Risk）（LR）：一分类单元经评估不符合列为极危、濒危或易危任一等级的标准，即可列为低危。列为低危的类群可分为 3 个亚等级：①依赖保护（Conservation Dependent）（cd）：已成为针对分类单元或针对栖息地的持续保护项目对象的类群，若停止对有关分类单元的保护，将导致该分类单元 5 年内达到上述受威胁等级之一；②接近受危（Near Threatened）（nt）：未达到依赖保护但接近易危的类群；③略需关注（Least Concern）（lc）：未达到依赖保护或接近受危的类群。

（7）数据不足（Data Deficient）（DD）：对一分类单元无足够的资料，仅根据其分布和种

群现状对其灭绝的危险进行直接或间接的评估，即可列为数据不足。列入该等级的分类单元可能已得到较好的研究，其生物学特性已相当清楚，但有关多度和分布的适当的数据缺乏。因而，其数据不足不能列入某一受威胁或低危等级。将一些类群列入该等级表示需要获得更多的资料及承认可能通过今后的研究将其归入适合的濒危等级。积极地利用任何可以获得的资料，这一点很重要。在很多情况下，对在数据不足和受威胁等级之间作出选择应十分小心谨慎。如果怀疑某一分类单元的分布范围相对局限或关于该分类单元的最后的记录已过去了很长一段时间，即可认为该分类单元处于受威胁状态。

(8) 未评估（Not Evaluated）(NE)：未应用有关标准评估的分类单元可列为未评估。

IUCN **濒危等级标准**（IUCN 1994）

极危（CR） 一分类单元在野外随时灭绝的几率极高，即符合下列标准（1～5）中的任意项时，即可列为极危：

(1) 种群以下列两种形式之一下降：

a. 根据以下任意项（须予以指明）观察、估计、推测或怀疑种群在过去的 10 年或 3 代内（取较长的时间）至少已下降 80%：①直接观察；②适合该分类单元的多度指数；③占有面积（area of occupancy）、分布范围（extent of occurrence）和（或）栖息地质量下降；④实际或潜在的开发程度；⑤引入类群、杂交种、病原体、污染物、竞争者或寄生物的影响。

b. 根据上述②、③、④或⑤中的任意项（须予以指明）推测或怀疑种群在今后的 10 年或 3 代内（取较长的时间）将至少下降 80%。

(2) 据估计分布范围小于 $100km^2$ 或占有面积小于 $10km^2$，且有估计显示下列任意两项：

a. 严重破碎化或已知分布地点仅有一个。

b. 依据观察、推测或估计以下任意项持续下降：①分布范围；②占有面积；③栖息地的面积、范围和（或）质量；④分布地点或亚种群数；⑤成熟个体数。

c. 以下任意项极度波动：①分布范围；②占有面积；③分布地点或亚种群数；④成熟个体数。

(3) 种群成熟个体估计数小于 250，且符合下列两项之一：

a. 3 年或 1 代内（取较长的时间）估计持续下降不小于 25%。

b. 依据观察、估计或推测，成熟个体数和种群结构以以下两种形式之一持续下降：①严重破碎化（即亚种群包含成熟个体估计数均不多于 50)；②所有个体都属于唯一的亚种群。

(4) 种群成熟个体估计数小于 50。

(5) 定量分析表明 10 年或 3 代内（取较长的时间）野生灭绝的几率至少达到 50%。

濒危(EN) 一分类单元虽未达到极危，但在不久的将来野生灭绝的几率很高，即符合下列标准（1～5）中的任意项时，即可列为濒危：

(1) 种群以下列两种形式之一下降：

a. 根据以下任意项（须予以指明）观察、估计、推测或怀疑种群在过去的 10 年或 3 代内（取较长的时间）至少已下降 50%：①直接观察；②适合该分类单元的多

度指数；③占有面积、分布范围和（或）栖息地质量下降；④实际或潜在的开发程度；⑤引入类群、杂交种、病原体、污染物、竞争者或寄生物的影响。

b. 根据上述②、③、④或⑤中的任意项（须予以指明）推测或怀疑种群在今后的 10 年或 3 代内（取较长的时间）将至少下降 50%。

（2）据估计分布范围小于 5 000km² 或占有面积小于 500 km²，且有估计显示下列任意两项：

a. 严重破碎化或已知分布地点不多于 5 个。

b. 依据观察、推测或估计以下任意项持续下降：①分布范围；②占有面积；③栖息地的面积、范围和（或）质量；④分布地点或亚种群数；⑤成熟个体数。

c. 以下任意项极度波动：①分布范围；②占有面积；③分布地点或亚种群数；④成熟个体数。

（3）种群成熟个体估计数小于 2 500，且符合下列两项之一：

a. 5 年或 2 代内（取较长的时间）估计持续下降不小于 20%。

b. 依据观察、估计或推测，成熟个体数和种群结构以以下两种形式之一持续下降：①严重破碎化（即亚种群包含成熟个体估计数均不多于 250）；②所有个体都属于唯一的亚种群。

（4）种群成熟个体估计数小于 250。

（5）定量分析表明 20 年或 5 代内（取较长的时间）野生灭绝的几率至少达到 20%。

易危（VU） 一分类单元虽未达到极危或濒危，但在未来的中期内野生灭绝的几率较高，即符合下列标准（1～5）中的任意项时，即可列为易危：

（1）种群以下列两种形式之一下降：

a. 根据以下任意项（须予以指明）观察、估计、推测或怀疑种群在过去的 10 年或 3 代内（取较长的时间）至少已下降 20%：①直接观察；②适合该分类单元的多度指数；③占有面积、分布范围和（或）栖息地质量下降；④实际或潜在的开发程度；⑤引入类群、杂交种、病原体、污染物、竞争者或寄生物的影响。

b. 根据上述②、③、④或⑤中的任意项（须予以指明）推测或怀疑种群在今后的 10 年或 3 代内（取较长的时间）将至少下降 20%。

（2）据估计分布范围小于 20 000km² 或占有面积小于 2 000km²，且有估计显示下列任意两项：

a. 严重破碎化或已知分布地点不多于 10 个。

b. 依据观察、推测或估计以下任意项持续下降：①分布范围；②占有面积；③栖息地的面积、范围和（或）质量；④分布地点或亚种群数；⑤成熟个体数。

c. 以下任意项极度波动：①分布范围；②占有面积；③分布地点或亚种群数；④成熟个体数。

（3）种群成熟个体估计数小于 10 000，且符合下列两项之一：

a. 10 年或 3 代内（取较长的时间）估计持续下降不小于 10%。

b. 依据观察、估计或推测，成熟个体数和种群结构以下列两种形式之一持续下降：①严重破碎化（即亚种群包含成熟个体估计数均不多于 1 000）；②所有个体都属于唯一的亚种群。

（4）种群很小或分布局限，属于下列两种形式之一：

a. 种群成熟个体估计数小于 1 000。

b. 种群具有极度局限的占有面积（典型情况为小于 100 km^2）或分布地点（典型情况为少于 5 个）。这样的分类单元容易在今后未能预料的某个时候在很短的时间内受制于人类活动（或由于人类活动影响加剧的随机事件）的影响，因而在很短的时期内可能沦为濒危或灭绝。

（5）定量分析表明，物种在 100 年内野生灭绝的几率至少达到 10%。

9.2.3 CITES 附录等级标准

濒危动植物种国际贸易公约（CITES）附录的制定和历次修订，在很大程度上依据 IUCN 红皮书及红色名录的濒危等级。该公约的濒危物种等级标准是根据生物学现状和贸易现状两个方面制定的。根据生物学现状制定的列入附录一的物种的标准与 IUCN 濒危物种等级中的濒危等级的标准是一致的；列在附录二的物种的标准与 IUCN 濒危物种等级中的易危等级的标准相似。以下关于附录等级标准的论述根据 CITES 公约和公约第九届成员国大会（美国 1994）通过的有关决议内容汇总。在标准的实际应用中，当由于对某些指标（如物种现状或贸易对物种保护的影响）不能充分确定其影响时，应坚持"预防原则"（the Precautionary principle），即本着最有利于物种保护的原则作出选择。

CITES 附录等级标准

附录一的标准

根据 CITES 公约第二条第一款，"附录一应包括所有受到和可能受到贸易的影响而有灭绝危险的物种"。附录一是依据生物学标准（即有灭绝危险）和贸易标准（即受到贸易的影响）来确定的。一物种满足或可能满足下列标准的其中至少一项时，被认为有灭绝的危险。

（1）野生种群小，并至少具有下列特征之一：

a. 依据观察、推测或估计，个体数量或栖息地面积和质量衰减。

b. 单个亚种群甚小。

c. 在一个或多个生活史阶段，大多数个体集中在某一亚种群内。

d. 个体数量出现短期大幅度波动。

e. 由于物种生物学或行为（包括迁徙）导致的高度易危性（vulnerability）。

（2）野生种群分布面积狭域，并至少具有下列特征之一：

a. 破碎化或仅在极少数地点发生。

b. 分布面积或亚种群数大幅度波动。

c. 由种群生物学或行为（包括迁徙）导致的高度易危性。

d. 依据观察、推测或估计，下列任意项呈下降：①分布面积；②亚种群数；③个体数；④栖息地面积或质量；⑤生殖能力。

（3）野外个体数衰减，为下列两种情形之一：

a. 观察到正在进行或过去曾发生过（并有再次出现的可能）。

b. 依据下列任意项所作的推测或估计：①栖息地面积或质量下降；②开发程度或形式；③外界因素的威胁，如病原体、竞争者、寄生物、捕食者、杂交种、引入

种的作用及毒素和污染物的影响；④生殖能力下降。

(4) 种群现状如此，以至于若不将其列入附录一，则 5 年内该物种很可能将满足以上所列标准之一项或多项。

附录二的标准

根据 CITES 公约第二条第二款第 1 项，"附录二应包括所有那些目前虽未濒临灭绝，但如对其贸易不严加管理，以防止不利其生存的利用，就可能变成有灭绝危险的物种"。列入附录二的物种不必是目前濒临灭绝，但应有迹象显示可能会变成有灭绝危险的物种。一物种满足下列标准之一时应被列入附录二。

(1) 已知、推测或估计得出，除非其贸易受到严厉控制，否则该物种在不久即可满足附件一所列标准中至少一项。

(2) 已知、推测或估计得出，通过下列两种方式之一，以国际贸易为目的自野外采集标本已对或可能对该物种带来有害影响：①过长时期超出可永久维持的水平；②把种群减少到如此之低的程度，以致于其他影响将威胁其生存。

根据 CITES 公约第二条第二款第 2 项，"附录二（还）应包括为了使本款第 1 项中指明的某些物种标本的贸易能得到有效的控制而必须加以管理的其他物种"。当物种满足下列标准之一时，应根据公约第二条第二款第 2 项将其列入附录二。

(1) 其标本与列入公约第二条第二款第 1 项所规定的附录二或附录一中的某一物种的标本很相似，以致非专家即使花费了相当的功夫也难于对它们进行区分。

(2) 该物种是这样一个分类单元中的成员，这个分类单元中的大多数种类被列入公约第二条第二款第 1 项所规定的附录二或附录一中，剩余的种类也必须包括进来以便有效地控制其他种类的标本贸易。

附录三的标准

根据 CITES 公约第二条第三款，"附录三应包括任一成员国认为属其管辖范围内应进行管理以防止或限制开发利用，而需要其他成员国合作控制贸易的物种"。

9.2.4 国内动植物红皮书和国家重点保护野生动物等级

国内动植物红皮书采纳的等级参考 IUCN 红皮书等级制定，彼此相关但不相等。已出版的中国植物红皮书第一卷中（Fu 1992），采用"濒危"（endangered）、"稀有"（rare）和"渐危"（vulnerable）3 个等级。其定义为：

濒危 物种在其分布的全部或显著范围内有随时灭绝的危险（immediate danger of extinction）。这类植物通常生长稀疏，个体数和种群数低，且分布高度狭域。由于栖息地丧失或破坏、或过度开采等原因，其生存濒危。

稀有 物种虽无灭绝的直接危险，但其分布范围很窄或很分散，或属于不常见的单种属（monotypic）或寡种属（oligospecific）。

渐危 物种的生存受到人类活动和自然原因的威胁，这类物种由于毁林、栖息地退化及过度开采的原因在不久的将来有可能被归入"濒危"等级。

中国动物红皮书部分类群的有关卷册已完稿，正在审定中，其等级划分参照相关类群已出版的 IUCN 红皮书，使用了野生灭绝、国内灭绝、濒危、易危、稀有和未定等等级。

我国"国家重点保护野生动物名录"使用了两个等级，将中国特产、稀有或濒于灭绝的野生动物列为一级保护，将数量较少或者有濒于灭绝危险的野生动物列为二级保护动物。

9.3　物种保护的优先原则

物种多样性保护的一个重要原则就是要设法利用有限的资源（人力、经费及土地或水域）保护尽可能多的物种多样性。为此需要考虑下列问题：①如何测度某一保护区的物种多样性？②一些物种是否比其他物种更值得保护？③怎样利用保护区物种多样性的互补性，达到尽量利用数量有限的保护区、尽可能多地保护物种多样性？④如何选择、设计保护区，以利用最少数量的保护区覆盖某一类群的全部物种？从操作程序上来说，就是要解决如何做到客观测度和评价各有关区域的物种多样性，对各个区域按物种多样性高低进行排序，然后结合区系组成差异的互补性，设计保护区域优先序或保护区网络，达到利用有限数目的区域来保护最多的物种多样性或全部的物种多样性的目的。

衡量和选择优先保护区域最常用也是最直观的指标是物种丰富度（species richness）。在考虑物种丰富度的基础上结合区系成分的互补性提出的关键区系分析方法（critical faunas analysis），被用来为保护某一特定类群的全部物种设计保护区优先序和确定最低保护区组合（the minimum set of areas）（Ackery，Vane-Wright　1984）。90 年代，Williams 等人结合利用现代生物系统学支序分析的理论和成果，提出了可以反映物种在系统演化意义上的差异即分类多样性（taxonomic diversity）的计算方法，并以此为基础，结合互补性（complementarity），提出了一套更完善的保护优先区域的分析方法（Vane-Wright 等　1991；Williams，Humphries　1994），即分类多样性测度。

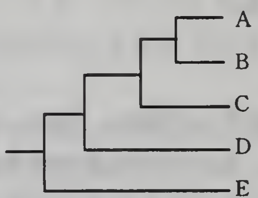
9.3.1　分类多样性测度

以前，生态学家通常使用某一区域的物种丰富度（即种数）或某一区域内物种丰富度与相对多度（relative abundance）结合的一些指数，如均匀度和多样性指数（Simpson 指数或 Shannon 指数）来测度物种多样性。还有一些方法被用来测度区域间物种丰富度在组成上的变化（即物种替换率）。这些测度的局限性是显而易见的，因为物种丰富度指数未能概括不同物种与其在自然演化系统中所处地位相关的差异；而物种多度非物种的固定特征，它随时间和地点不同而变化显著。从生命系统具有的两个相互关联的基本特征：等级属性（hierarchy）与复杂性（complexity）衡量，物种多样性指数仅反映了生物的复杂性一面，而未能反映生物的等级性。从保护的目的出发，有必要区别那些系统演化中更重要、代表着特殊的演化分支的物种（如熊猫）和那些有很多近缘种的普通物种。

为了克服以上不足，近些年来，一些学者从系统演化和分类学的角度提出了测度物种多样性的一些新的理论和方法，Williams 和 Humphries（1994）对此进行了概括，归纳为表征方法（Phenetic approach）、系统发育方法（Phylogenetic approach）和分类学方法（Taxonomic approach）3 个类型。表征方法直接利用物种特征的非相似性（dissimilarity）来测度物种的差异，其缺点在于在特征分析中未能区分非同源相似（homoplasy）。系统发育方法通过定量测度特征沿系统树分支的转化（transformations）来测度物种的变异，但其对特征的抽样要求和关于特征变化相对速率恒定的条件假设苛刻（Faith　1994；Williams 等　1993）。分类学方法提出了分类多样性的概念来刻划物种在系统演化意义上的差异，对分类多样性的测度依据反映分类单元亲缘关系的分支图，但仅利用图中代表组群关系（group membership）的分支节

点（nodes or branching points）的信息，分支图可通过支序分类研究获得，也可利用反映分类系统的系统关系图替代（Vane-Wright 等　1991；Williams，Humphries　1994）。分类学方法克服了前两种方法的不足之处，相对更加简明可行。对很多类群来说，组群关系是可利用的唯一可靠信息。

分类多样性测度共包括对刻划物种多样性具有不同意义的 4 项标准，分别是：①根权值（root weight），用于刻划古老类群（即孑遗类群）的重要性，对最接近支序图根部的类群给予最大的加权（参见图 9-2）；②高级分类单元丰富度（higher taxon richness），用于对高级分类单元给予更高的权，而不考虑高级分类单元所包含物种的种数多少；③伸展树长度（spanning-tree length），用于测度谱系歧异度（genealogical divergence），有助于鉴别包含歧异程度最大的分类单元的区系；④支序发散度（cladistic dispersion），用于突出不同等级类群的均匀代表性（even representation）。假设图 9-3 所示的 6 个物种的系统发育关系成立，分别使用以上 4 项标准选取其中 3 个物种予以保护，可得到 4 个不同的选择方案：根权值标准选择一种鲨、一种鲑和一种龟；高级分类单元丰富度标准选择一种鲨、一种鲑和其余类群的任意一种；伸展树长度标准选择一种鲨和其余任意两个类群各一种；支序发散度标准选择一种鲨、一种龟和一种鸟或鼠。应用支序发散度标准的选择结果与应用多样性的直观意义的选择结果最相符。对应于各项标准，也都提出了表达其相对值的指数及计算方法（Williams 等　1993；Williams，Humphries　1994），这些指数统称为分类多样性指数（taxic diversity index）。图 9-2 举例说明了根权值的推算过程，可帮助理解分类多样性测度的一般原理。



	I	Q	W	P
A	4	3.5	1	10.7
B	4	3.5	1	10.7
C	3	4.67	1.33	14.3
D	2	7	2	21.4
E	1	14	4	42.9
T	14	32.67	9.33	100

图 9-2　根权值指数的推算(Vane-Wright 等　1991)

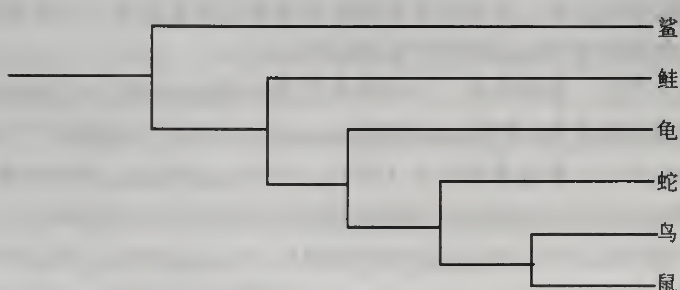


图 9-3　动物 6 个类群各一种的亲缘关系示意图(WCMC　1992)

图 9-2 左侧为 5 个假想终端分类单元 A—E 的分支图。分类单元 A 和 B 均归属于 4 个组群（AB，ABC，ABCD 和 ABCDE），C 归属于 3 个组群（ABC，ABCD 和 ABCDE），D 归属

于 2 个组群（ABCD 和 ABCDE），E 归属于 1 个组群（ABCDE），I 值为分类信息的基本测度，其他数值都从 I 推算而得。Q 值为组群总数 14（4+4+3+2+1）被各分类单元的 I 值分别所除得到的商值（对于 A，14/4=3.5；其余类推），Q 值给予根单元（basal taxa）较大的权值。W 值为标准分类权值（taxic weight），用最低 Q 值（3.5）与分类单元的 Q 值分别相除所得（如对于 E，7/3.5=2）。P 值是将 W 值换算为百分比（对于 A，1/9.33=10.7%；其余类推），代表各分类单元对总多样性的贡献。T 为 I、Q、W 和 P 各项数值各自的总和。

9.3.2　特有性及关键区系分析

分类多样性测度提供了测度物种系统发育地位差异的方法。除了系统发育地位上的差异，物种在分布上也往往不等。一些物种为广布种；另一些物种分布则很狭域，为地区特有种。分类单元的分布或生物地理差异构成了动植物区系组成和特有性方面的差异。区系组成是指具有哪些物种（物种名录）和物种数量（即物种丰富度）。特有性则是指哪些分类单元仅在该地区范围内存在，在别的地方不存在，其在该地区的丧失意味着该分类单元在整个地球上的丧失。因而，特有性在自然保护中具有重要的意义，被用来确定保护“热点”（hot spots）（即特有性很高的地区）（Myers　1988）和一些类群的特有性中心（Bibby 等　1992；WCMC　1992）。因为不同类群的特有性分布格局往往并不重合，根据特有性确定保护区优先序，应基于不同类群特有性格局的综合分析。

关键区系分析是由 Ackery 和 Vane-Wright（1984）首先提出的，该方法依据区系成分互补的互补性原理（the principle of complementarity）。其分析步骤包括：首先根据已获得的某一类群全部物种的分布资料，将所有分布地区区系按特有性的高低排序，选定特有性最高的区系作为第一优先保护区，第二个保护区的确定原则是能对第一优先保护区保护物种补充种类最多的区系，第三个保护区的确定原则是能对前两个保护区共同保护物种补充种类最多的区系，依次类推，得到保护区优先序。当保护区的数目增加到某一数量时，即可包含该类群的全部物种，这些保护区组成了所谓的最低保护区组合。根据这个方法，Ackery 和 Vane-Wright（1984）从斑蝶分布的 350 个国家、地区或岛屿中选出其中 31 个区系（即关键区系）作为斑蝶的最低保护区组合，包括了当时已知的全世界全部 157 种斑蝶。Collins 和 Morris（1985）利用该方法对各国的凤蝶进行了分析，发现保护 5 个凤蝶特有性最高的国家即可保护凤蝶全部已知种类的 57%，再加上另外 5 个国家时，保护的种类可达 68%，依次保护国家数按 5 递进（15、20、25、30、35、40 和 45），保护种类比例分别为 77%、90%、93%、95%、96%、97%和 99%，保护种类比例增加依次减少。关键区系分析方法可被有效地用来确定区系上重要的国家或地区。

9.3.3　保护优先区域分析

在利用关键区系分析确定保护区优先序时，物种在分类上被认为是相等的，即仅依据了物种的种数和不同地区的物种替换率（species turnover），未考虑物种的分类多样性差异。优先区域分析（priority area analysis for conservation）是以分类多样性测度和互补性原理为基础的保护区优先序分析方法（Williams 等　1993；Williams，Humphries　1994），其原理与关键区系分析有一定的相似，但利用分类多样性指数取代特有性作为分析的依据。其分析步骤为：首先根据分类多样性指数值累加计算出各地区区系的多样性积分（diversity scores），然后选定多样性积分最高的区系作为第一优先保护区，第二个保护区要选择能对第一优先保护

区多样性积分增补最大的区系，即具有最高补充多样性积分（incremental diversity scores）的区系，第三个保护区要选择能对前两个保护区多样性积分增补最大的区系，依次类推，得到保护区优先序。图 9-4 是利用分类多样性指数之一根权值进行保护优先区域分析，即所谓的加权逐步分析法（the weighted step-wise analysis）的举例。

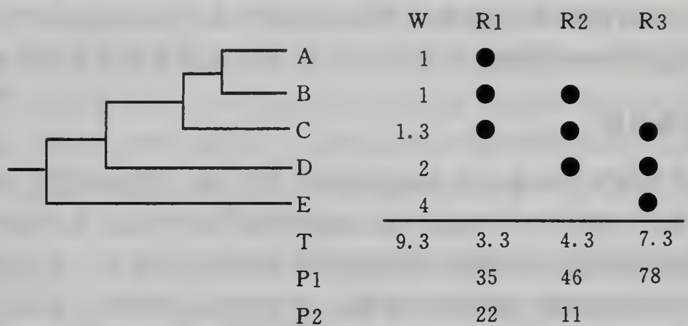


图 9-4 保护优先区域分析理论示意图(Vane-Wright 等 1991)

图 9-4 是包含 5 个分类单元的分支图，右侧 3 列黑圆点构成的矩阵代表各分类单元在各个地区 R1、R2 和 R3 的分布情况，每个地区都只有 3 个分类单元。若仅根据分类单元丰富度则无法在这 3 个地区之间作出选择。根据特有性，则无法在 R1 和 R3 之间作出选择(R1 和 R3 各有一特有分类单元；R2 无特有分类单元)。利用各地区总多样性权值的比值可选出 R3 为首选保护区。图 9-4 中 W 值为各分类单元的分类权值，与图 9-2 的 W 值对应。T 值为 5 个分类单元权值的总和及 3 个地区分别所分布分类单元权值各自的总和(对于 R1，1+1+1.3=3.3；其余类推)。P1 为各地区权值总和（分别为 3.3，4.3，7.3）占 5 个分类单元权值总和（9.3）的百分比（对于 R1，3.3/9.3=35%；对于 R2，4.3/9.3=46%；对于 R3，7.3/9.3=78%)，相当于各地区的多样性积分百分比（the percentage diversity scores)，表明 R3 为最高优先区域。P2 为 R1 和 R2 对 R3 分类单元互补性带来的补充多样性积分百分比。当首先选定 R3 作为保护区后（可保护分类单元 C、D 和 E)，若再选择 R1，可增加保护 A 和 B，A 和 B 的权值和为 2（1+1)，对 R3 的补充多样性积分百分比为 22%（2/9.3=22%)；若再选择 R2，只增加保护 B，B 的权值为 1，对 R3 的补充多样性积分百分比为 11%（1/9.3=11%)。当 R3 和 R1 的互补多样性积分（complementary diversity score）达到 100%（78%+22%）时，表明加权逐步分析已完成。

Williams 编制了一个专用于优先区域分析的计算机程序 WORLDMAP。优先区域分析方法被应用于不同地域水平的多个类群区系的保护优先序分析中，这种分析多使用 WORLDMAP 程序进行（Moon 等 1992；Williams，Humphries 1994)。表 9-1 是应用该方法确定非洲羚羊保护区优先序的实例之一，分析基于支序发散度测度和互补性原理。

表 9-1 非洲热带羚羊多样性积分和保护区优先序（WCMC 1992）

步骤序号	补充多样性积分（%）	累积多样性积分（%）	保护区名称	国 家
1	23.95	23.95	Serengeti NP	坦桑尼亚
2	13.70	37.65	Kafue NP	赞比亚
3	9.99	47.64	Haut Dodo FR	象牙海岸

续上表

步骤序号	补充多样性积分（%）	累积多样性积分（%）	保护区名称	国　家
4	9.32	56.96	O. Rime-O. Achim FR	扎得
5	4.85	61.81	Yangudi Rassa NP	埃塞俄比亚
6	4.71	66.52	Odzala NP	刚果
7	5.27	71.79	W. Pretorius GR	南非
8	3.50	75.29	Manovo-G-St Floris NP	中非共和国
9	2.81	78.10	De Hoop NR	南非
10	2.82	80.91	Gorongosa NP	莫桑比克

第 10 章　种群生存力分析

尽管濒危物种因其受威胁的主要因素、程度、生态学特性不同，采取的保护对策和方法可能不同，但是要解决的保护生物学基本问题却是共同的。根据物种灭绝的主要因素，可以把种群的保护分为两类：下降种群（decline-population）的保护和小种群（small-population）的保护。这两类种群因受威胁的主要因素和程度不同，其保护关心的焦点也不同。80 年代中期以后，随着保护生物学的快速发展，种群生存力分析技术逐渐成为研究种群保护的主要手段。该技术在小种群的保护上有一套较完备的理论和方法，但在下降种群的保护方面尚未形成系统的理论和方法。本章首先详细地讨论种群生存力分析的理论和方法，然后简要介绍下降种群以及小种群的保护问题。

10.1　概述

为了保护生物多样性，需要建立各种自然保护区。为此需要研究种群存活的最低条件、建立保护区的数目、大小以及在什么地方建立保护区。另外，人类也需要探索物种灭绝的因素和过程，以增加我们对物种未来命运的了解，为更加合理地保护、管理和利用自然资源提供依据。为研究这些问题，一种新的技术和方法——种群生存力分析法（population viability analysis，简称 PVA）诞生了。用分析和模拟技术估计物种在一定时间内灭绝概率的过程叫种群生存力分析（PVA）。PVA 得出的主要结论是最小可存活种群（minimum viable population，简称 MVP），即种群以一定概率存活一定时间的最小种群的大小。

10.1.1　起源和发展

PVA 的研究历史很短，但其思想起源却很早（Soule′　1987）。保护主义者想保持整个自然生态系统、群落、栖息地和物种的健康和多样性，于是，本世纪早期发展了保留面积（setting aside of areas）技术，即建立自然保护区。但随着人口的增加，可利用的土地越来越少，建立保护区就越来越困难，这迫使生物学家去探索保护自然系统生存力的最低条件是什么。解答这个问题的途径有两条，一条是群落生态学家研究系统生存力的最小面积（Moore　1962），岛屿生物地理学研究为此做出了重要贡献。另一条途径是种群生态学家研究目标种的最小种群大小（Franklin　1980；Shaffer　1981）或密度。现在发现，系统关键种的生存力研究是定义系统生存力的最适用途径（Soule′，Simberloff　1986）。

种群生存力研究的系统工作可追溯到种群的生灭过程研究。1980 年以前，人们主要研究种群在恒定或周期环境的短期存活问题，1980 年以后，生物学家开始考虑流行病、灾害和遗传漂变对种群长期存活的影响。近十几年，PVA 的研究文章呈指数增长（Soule′　1987a）。

本章作者：李义明，李欣海，李典谟

PVA 已成为保护生物学的研究焦点之一（Shaffer　1990）。PVA 研究的迅速发展与美国国会给其林务局颁布的法令“保持每个国家森林所有脊椎动物物种能生存”有关（Gilpin，Soule′　1986）。80 年代 PVA 和 MVP 研究对象是脊椎动物，尤其是哺乳动物和鸟类。进入 90 年代，此研究已扩展到无脊椎动物和植物。目前，已进行过 PVA 研究的物种超过 150 种，多数研究的结果尚未正式发表。

10.1.2　方法与对象

PVA 研究物种灭绝问题。它的目标是确定物种的最小可存活种群（MVP）（Gilpin，Soule′　1986）。广义的 MVP 概念有两种（Ewens 等　1987），一种是遗传学概念，主要考虑近亲繁殖和遗传漂变对种群遗传变异损失和适合度下降的影响，即在一定的时间内保持一定遗传变异所需的最小种群大小；另一种是种群统计学概念，即以一定概率存活一定时间所需的最小种群大小。最早定义 MVP 的是 Shaffer（1981），他认为，最小可存活种群是指以 99%的概率存活1 000年的最小隔离种群的大小。后来，一些人用 95%的概率存活几十到几百年的种群大小来表示最小可存活种群（Soule′　1987；Seal 等　1990）。MVP 的最初研究认为（Franklin　1980），短期存活的种群其有效种群大小不得低于 50 个个体；长期存活的种群有效种群大小应该是 500，这两个数字后来被称为神秘的数字（Simberloff　1988）。现在的研究认为 MVP 包含 3 个要素（Shaffer　1987）：①作用于种群的各种随机效应；②保护计划中的时间期限；③种群存活的安全界限。只有第一个问题服从科学的解答，后两个问题与社会经济等关系密切。因此，MVP 的时间期限和存活概率标准是可变的。不同物种因其种群特性和遗传学特征、所处的生态环境和受威胁程度不同，MVP 不同。不同国家和民族、不同社会和经济条件对同一物种制定的 MVP 标准也不同。不存在某个神秘的种群大小，不存在对所有种都适用的 MVP（Gilpin，Soule′　1986；Soule′　1987）。存活概率标准可以是 50%、95%或 99%；保持遗传多样性的标准可以是 90%、95%或更高；而存活时间可定为 50 年、100 年或1 000年。通常把低于 100 年的存活时间称短期存活，把 100 年或大于 100 年小于1 000年的存活时间定为中期存活，而把1 000年或1 000年以上的存活时间称长期存活（Shaffer　1987）。

PVA 侧重研究对生态系统、遗传学以及政治经济等有重大意义的物种。包括：①其活动为其他几个种创造关键栖息地；②其行为增加其他种的适合度；③调节其他种群的捕食者，而且它们的消失会导致物种多样性下降；④对人类有精神、美学和经济价值；⑤稀有种或濒危种（Soule′　1987a）。

10.1.3　物种灭绝的特征

Gilpin 和 Soule′（1986）提出了物种灭绝的旋涡模型。他们认为任何环境变化都能导致生物和环境相互作用的正反馈，这些反馈会进一步损害种群，有可能导致种群灭绝，这一系列事件称灭绝旋涡。Gilpin 和 Soule′把旋涡划分为 4 种：①R 旋涡，种群数量 N 的偶然降低和增长率方差 Var（r）的偶然增加，会使脆弱的种群进一步扰动（disturbance），从而进一步减小 N，增加 Var（r），构成一个旋涡，加速种群灭绝；②D 旋涡，N 的降低和 Var（r）的增加能改变种群的空间结构，增加种群的斑块化（patchiness）。而较破碎的分布会进一步增加局部斑块种群的灭绝概率和斑块间的隔离，降低有效种群大小。这些后果同样能再次降低 N，增加 Var（r），形成一个旋涡；③F 旋涡，如果小的有效种群大小 Ne 持续许多代，会引起近亲繁殖和遗传变异损失，损害种群的大多数表现型，如新陈代谢效率、增长率、繁殖生理和抗

病性的变化，从而降低出生率，增加死亡率，而较低的 r 和 N 进一步减少 Ne，构成一个旋涡；④A 旋涡，Ne 的降低减少定向选择的效率，增加种群表现型和环境间的不协调，这会减少 r 和 N，从而进一步降低 Ne，形成一个旋涡。每个旋涡均能诱发和加重其他旋涡。旋涡现象是物种灭绝的一个特征。

根据最近的研究进展，PVA 主要从 3 个方面来研究种群灭绝过程：分析模型、模拟模型和岛屿生物地理学分析。分析模型主要是一些数学模型，一般考虑理想条件或特定条件下的灭绝过程；模拟模型用计算机模拟种群真实动态；而岛屿生物地理学方法则是研究岛屿物种的分布和存活，证实分析模型和模拟模型的正确性。

10.2 小种群的生存力分析

小种群的种群数量少，其自身数量变化的统计学随机性较大，而且更易受到环境波动、灾害和遗传漂变等随机因素的影响，所以灭绝率较高。一般来说，所有濒危的动植物都是小种群。对于这些小种群的生存能力，人们一般利用分析模型和模拟模型来加以研究。

10.2.1 种群生存力分析的分析模型

10.2.1.1 Goodman 模型

Goodman（1987）提出了初始种群大小为 N 的期望存活时间公式：

$$T(N)=\sum_{x=1}^{N}\sum_{y=x}^{N_m}\frac{2}{y\left[yV(y)-r(z)\right]}\prod_{z=x}^{y-1}\frac{V(z)\,z+r(z)}{V(z)\,z-r(z)} \qquad 10.1$$

这里 $r(z)$ 和 $V(z)$ 分别是种群大小为 z 时每个个体平均增长率和平均增长率方差。Nm 是最大种群大小。此式中 $V(N)=Ve+V1/N$，$V1$ 是由一个个体组成的种群情况下 r 的平均方差，由个体间 r 的遗传差异引起，不随时间和种群大小变化而变化。Ve 是环境变化对 r 影响所产生的方差，又叫环境方差。很明显，当 N 不是很小时，Ve 对 $V(N)$ 的变化起主要作用。Goodman 分析了模型的数值解：①只考虑个体方差，忽视环境方差，在受密度制约和非密度制约条件下，$T(N)$ 随 Nm 呈接近指数形式增长。在受密度制约条件下，$T(N)$ 小于非密度制约条件下的 $T(N)$ 几个数量级；②考虑环境方差，忽略个体方差，非密度制约种群 $T(N)$ 随 Nm 呈低于（或小于）线性方式增长；③环境方差是决定种群平均灭绝时间的关键因素。存活时间的概率分布是负指数分布。

Burgman 等（1992）用小哺乳动物种群动态资料研究了模型的行为，结果表明：期望存活时间对种群增长率方差的变化很敏感，方差越小，期望存活时间越长。在受密度制约条件下（其他条件相同）种群的存活时间短于非密度制约条件下种群的存活时间。Goodman 模型有几个优点（Burgman 等 1992）：①增长率参数和方差参数在野外易于观察；②模型包含了统计随机性和环境随机性；③适合于各种增长形式的种群动态。其缺点是需要提供种群密度从一个个体到最大种群数量范围内的增长率和方差。Belovsky（1987）用岛屿生物地理学资料证实 Goodman 模型，不过，他的研究有需商讨之处（Shaffer 1987）。

10.2.1.2　灾害的统计学模型

Evens（1987）的灾害统计学模型很复杂。设一个生死过程，t 时种群大小为 N，在时间（t，$t+\Delta t$）间出生一个个体的概率为 α（N）Δt，死亡一个个体的概率为 β（N）Δt，发生灾害的概率为 r（N）Δt。许多生物种群，都可以假定 $\alpha(N)=\alpha N$，$\beta(N)=\beta N$，$r(N)=rN$。当 $\alpha \leqslant \beta - rlnp$ 时，种群一定会灭绝。作为一个近似的解答，如果原始种群大小为 i 的种群中每个个体的子代系是独立的，i 较大，则种群灭绝时间小于或等于 t 的概率

$$PE \approx exp\{-exp[-(t-a_i)/b_i]\} \tag{10.2}$$

a_i和 b_i是依赖于原始种群 i 的常数。$b_i=0.7797\sigma_i$，$a_i=\mu_i-0.5772b_i$，μ_i和 σ_i2 是种群灭绝时间的平均数和方差。

$$\mu_i=lni/(\alpha-\beta-rlnp), \quad \sigma_i^2=(lni)[r(lnp)^2]/(\alpha-\beta-r(lnp)^3 \tag{10.3}$$

$t^* = a_i - b_i ln(-lnp^*)$

t^* 是种群灭绝时间；p^* 是种群灭绝时间小于 t 的概率。

Ewens 等得出结论，平均存活时间取决于原始种群大小的对数形式，仅较弱地依赖于种群大小。

Shaffer（1987）总结了统计、环境和灾害随机性的行为特征（图 10-1）。在统计随机性的作用下，平均存活时间随种群大小增加呈几何级数增长，这说明统计随机性只对数量在几十至几百只的种群起作用。这种关系取决于种群增长率，增长率越低，平均存活时间随种群增加越慢，但超过中等种群大小或增长率后，平均存活时间就变得很长；环境随机性对种群平均存活时间的作用随种群大小增加呈线性增长。这种形式主要取决于种群增长率和增长率的变异性。灾害对种群平均存活时间的影响随种群大小的对数形式增加而增长，这种关系不仅依赖于种群增长率，而且依赖于灾害的严重程度和频率。根据三者对种群灭绝的影响来看，灾害对种群存活的重要性大于环境随机性和统计随机性，环境随机性对种群存活的重要性大于

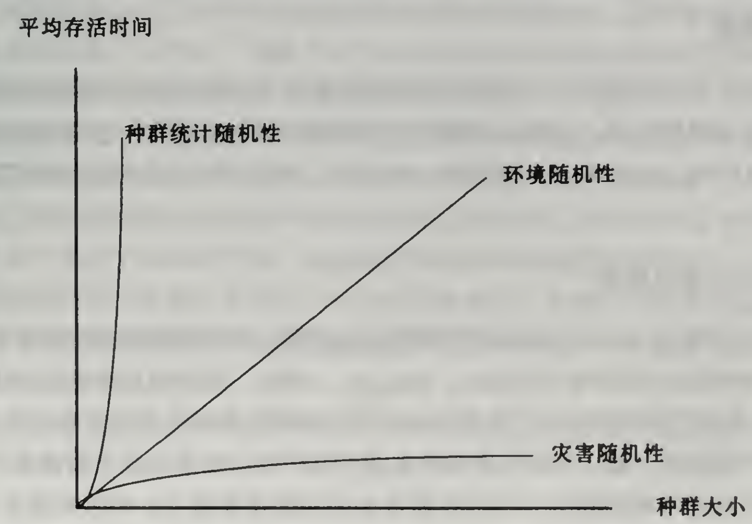


图 10-1　平均存活时间和种群大小间的关系（根据 Shaffer 修改）

统计随机性。Shaffer 认为这 3 种曲线形式只是一般规律，存在一些特殊情况，如在某些情况下，环境随机性的重要性可能大于灾害等。

Lande (Caughley　1994) 对环境随机性和种群统计随机性对种群存活的影响作了进一步研究。他发现如果 R2>Ve (R2 是平均增长率，Ve 是由环境随机性引起的增长率方差)，则种群存活时间与种群大小之间的关系的曲线将向上弯曲，但如果 R2<Ve，该曲线向下弯曲 (图 10-2)，与灾害对种群影响的曲线相似。

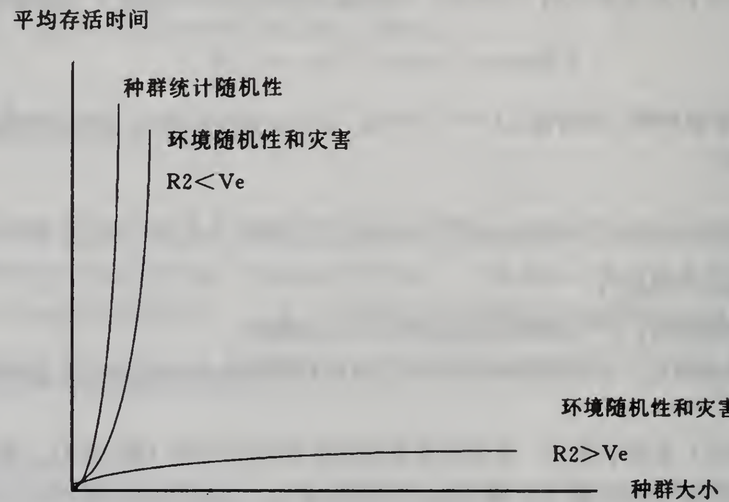


图 10-2　种群存活时间与种群大小的关系曲线

该发现改变了以前有关种群统计随机性、环境随机性和灾害随机性对种群灭绝影响的观念(Caughley　1994)，证实了灾害随机性和环境随机性的重要性依赖于灾害的频率和强度。根据这些发现，灾害随机性和环境随机性间的区别不大，比较种群统计随机性和环境随机性的独立效应也意义不大，因前者总是起作用，而后者则简单地附加到 r 的背景变异上。

10.2.2　模拟模型

由于种群生存力分析遇到了大量的非线性的生态关系，因此许多方程无法求得分析解。随着计算机技术的应用和发展，许多人用模拟技术研究种群的生存力。已发展的计算机程序包括 SPGPC，GAPPS，RAMAS，FOROP，ALEX，SIMPOP 和后来的 VORTEX (Lacy 1993)。

10.2.2.1　Shaffer 模拟模型

Shaffer1978 年使用 1959～1970 年的种群动态数据，用计算机模拟美国黄石公园大棕熊 (*Ursus arctos*) 种群的灭绝过程 (Shaffer，Samson　1985)。他的模拟模型运用了离散时间和离散数量公式，考虑了种群的性比、年龄结构、死亡率和繁殖率以及密度制约关系。离散个体模型包含有统计随机性，通过伪随机数字发生器产生个体，确定其存活和繁殖，用死亡率方差和繁殖率方差表示环境随机性。MVP 的定义为 95%概率存活 100 年的种群大小。模拟结果显示，有 50～90 个个体能满足此 MVP。类似的研究见 Suchy 等 (Suchy 等　1985) 的工作。他们用黄石公园 1975～1982 年的大棕熊种群动态资料，模拟环境随机性和统计随机性对大棕

熊 MVP 的影响，发现死亡率对种群的影响大于繁殖率，以 95%的概率存活 100 年的 MVP 是 125 个个体。Shaffer 和 Samson 比较模拟模型和分析模型的特点，他们认为分析模型过高地估计了种群的存活概率和存活时间，而模拟模型则真实可靠。不过 Shaffer 的模拟模型未考虑遗传随机性和灾害等因素。

10.2.2.2　VORTEX 模拟模型

VORTEX 模拟模型最初称为 SIMPOP，是 1989 年提出的，由 SPGPC 的 basic 程序转化成 C 程序语言而成。IUCN 物种存活委员会保护繁育专家组（CBSG）、美国渔业和野生生物署和波多黎各自然资源保护部组织的 PVA 研讨班首次应用 SIMPOP 进行盔蟾蜍（*Peltophryne lemur*）的种群生存力分析，SIMPOP 随后应用于其他受威胁物种，每次应用均作不同的修改。1989 年在做模拟遗传过程时将其更名为 VORTEX（根据灭绝旋涡 VORTEX 命名），1990 年，将能模拟多种群的版本更名为 VORTICE。但能力较强的仍是 VORTEX，它是目前应用最广泛的模拟模型，已应用于数十个物种的 PVA，以指导这些物种的保护和管理。本文以 VORTEX5.1 为例介绍该模型的特点。

旋涡模型将种群动态模拟为有一定发生概率的相互独立的序列事件，表现种群在多种确定性和随机性因素相互作用下的综合结局。它模拟生死过程和基因代代相传的过程，在一定概率分布的制约下，通过产生随机数来确定每个个体的生死、每个雌体每年产卵（仔）数量和雄雌率，确定同一基因位点上的两个等位基因哪一个由亲代传给子代。

使用者能模拟繁殖速率中的密度依赖行为。当种群超过指定的环境容纳量时，重新调到初始年龄组状态，继续模拟。VORTEX 能模拟环境容纳量的线性趋势，通过从两项分布或正态分布中抽样确定出生率、死亡率和容纳量，模拟环境变异性和灾害，还能模拟补充个体或收获个体的种群和亚种群的动态。

VORTEX 能输出种群平均增长率、种群灭绝概率、灭绝时间、存活种群的平均大小和遗传变异，适用于低繁殖率长寿命的物种，如哺乳动物、鸟类和爬行动物。VORTEX 还有一些假设，主要包括：①当种群大小小于环境容纳量时，存活概率是密度独立的。当种群超过环境负载量时，附加的额外死亡率同等地影响所有的年龄和性别组；②有关种群大小变化与遗传变异间的关系仅检查一个位点，忽略了位于相同染色体的基因间的潜在复杂关系；③繁殖年龄的所有个体有相等的繁殖概率；④种群的生活史特征（出生、死亡、迁移、收获和补充）被模拟为离散序列，并且是季节性事件；⑤近交对种群的影响仅有两种选择，或者选择隐性致死模型，或者选择 Heterosis 模型；⑥个体繁殖和死亡率的概率从第一次繁殖到最大寿命均为常数；⑦灾害对种群的影响假定为仅在事件发生的那年，没有考虑灾害的滞留效应；⑧种群间迁移速率不依赖于年龄和性别；⑨未模拟复杂的种间相互作用关系。

由于旋涡模型的用户界面十分友好，对于应用者来说，主要工作就是数据的搜集和结果的解释。另外，利用模拟模型进行参数的灵敏度分析是种群生存力分析的重要内容，既方便而又十分有意义。

如朱鹮目前仅存一个野生种群，其大小自 1981 年重新发现以来一直在 20 只左右波动。通过 15 年的观察与保护，人们对朱鹮的种群数量动态和繁殖率有了较为详细的了解，对它的年龄结构和特定年龄死亡率有了准确的统计。在此基础上，李欣海和李典谟（1996）应用旋涡模型对其进行了种群生存力分析，结果显示，朱鹮在 100 年后灭绝的可能性是 19.7%。灵敏度分析表明，灾害随机性和环境随机性对朱鹮的存活概率有显著影响，种群的长期存活依赖

于环境容纳量和近交衰退程度。

10.2.2.3 ALEX 模拟模型

ALEX 模拟模型是 1991 年提出的（Possingham，Davies 1995），已应用于许多物种的种群生存力分析，它的优点是能模拟复杂的栖息地空间结构（图 10-3）。在该模型中，每个斑块都能确定一个地点，斑块的质量可以不同，斑块间可以被走廊连接。它能模拟斑块间的两种运动形式，即沿走廊的扩散和迁移，并能模拟个体的栖息地选择、迁移扩散引起的死亡率及密度依赖运动等。对每一个栖息地斑块，ALEX 模拟它的栖息地动态变量，该栖息地变量能影响灾害的发生或受灾害影响。ALEX 能对大多数参数进行自动的灵敏度分析，并且能模拟很大种群的动态。

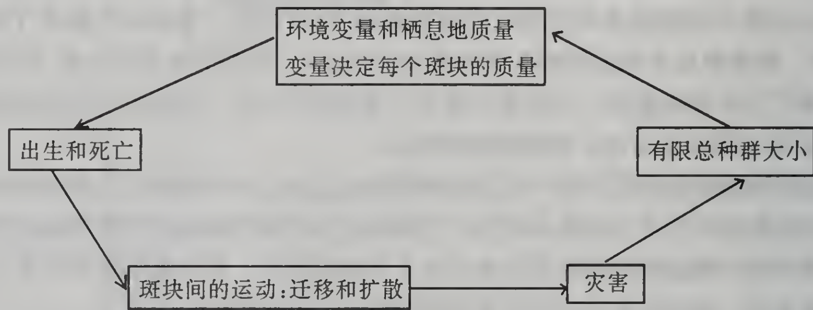


图 10-3 ALEX 模型模拟的事件年循环流（Possingham，Davies 1995）

ALEX 模型有 3 个弱点：①只模拟一个性别，年龄结构仅包括 3 个年龄组；②只适用于脊椎动物；③忽略了遗传结构对种群生存力的影响。

10.2.3 存在的问题

上述模型在应用时还存在着一些问题，大致是以下 3 个方面：

（1）模型的复杂程度：模型的复杂程度应根据具体的研究而定。如果模型太复杂，就有许多无法操作之处：一方面是有可能淡化所研究的关键问题，需要的参数太多，有些参数收集不到，模型的应用性受到限制；另一方面，这样的模型往往不能应用于特殊的环境和特殊的物种，因此，在建立模拟模型时，应考虑模型的实用性和精确性。

（2）模型的特殊性和经费之间的关系：从理想的角度来看，每个物种都有其特殊性，都应建立描述其特殊要点的模型。但是，由于时间和资金有限，往往不可能达到这种目标，因此有必要考虑建模型的目的和现有的人力、物力条件。

（3）模型的假设：在应用或建立一个模型时，必须要注意到模型的假设与目标物种的生态过程是否一致。模型的假设不合实际则会限制模型的应用。

10.3 下降种群的生存力分析

下降种群是指种群数量较大但动态趋于下降的种群。这类种群的环境正在或已经发生了变化，原因通常是受人类活动的系统压力的强烈影响，如栖息地破坏、人为捕杀等。多数受

威胁物种属于下降种群。下降种群的保护主要基于实际的保护经验，已积累了大量的经验和保护方法，主要是进行一个个物种的生态调查和实施种群恢复的管理措施。这些经验和方法的不足之处是缺少完整和系统的理论，对我们有关物种灭绝过程的知识贡献较小，并且某物种成功的种群保护计划和措施可能并不适用于其他物种。

10.3.1 种群下降的原因

导致种群下降的因素有许多。Diamond（1989）发现灭绝的因素主要有以下 4 方面：

（1）过度捕杀：这是绝大多数资源物种和经济物种种群下降的重要因素。当捕杀量或收获量超过最大持续产量时，种群就会下降。繁殖速率低的哺乳动物和鱼类最易捕杀过度，如鲸类、大象、犀牛等动物。促使种群捕杀过度的最直接原因是经济因素，经济利益促使种群被过度利用（Clark 1976）。我国的许多资源动植物种群数量均处于下降之中。

（2）栖息地破坏和破碎：栖息地面积的减少、栖息地空间结构的改变能改变碎片间的物理环境，包括改变辐射流、水循环和营养循环（Saunders 等 1993）。下列因素可能导致种群量下降：①碎片面积可能小于物种所需的最小巢区或领域面积，或即使碎片面积较大，但由于碎片上的种群较小，也不能维持种群的长期生存；②栖息地异质性损失，一些需要几种栖息地类型才能生存的物种因栖息地异质性减少而导致种群下降或灭绝；③拥挤效应，即碎片周围栖息地的某些物种可能在碎片上增加密度，对碎片上的物种的种群造成危害，促使其下降；④边际效应，即碎片受到周围环境的影响，在碎片边缘形成一种受影响的区域，使碎片面积逐渐减少，对碎片内的物种极为不利；⑤隔离效应，即一些需要季节性迁移的物种可能会因碎片间的隔离而无法正常迁移，导致种群下降或灭绝（Wilcox 等 1986；Lovejoy 等 1986；Janzen 1986）。

（3）引进种的危害：引进种可能导致生态灾难，会促使种群下降甚至物种灭绝。据 Keeler（1988）的研究，引进的动物和植物中有 30%的物种引起环境中其他物种的明显变化，引入到大陆的哺乳动物中有 26%的物种对其他物种有明显的影响。如果把人类的迁移和定居也算作外来物种的入侵，1600年以来（Atkinson 1989），全球共有 30 种（或亚种）动物和爬行动物灭绝。1840 年以来，新西兰有 31 种（或亚种）鸟类灭绝，其中 23 种（或亚种）是由外来动物引起的，占灭绝种类的 74.2%。外来物种入侵的生态效应表现在：①它可能与原有物种竞争，甚至取而代之；②它能改变生态系统的结构和功能；③由于缺乏天敌，往往出现无限制增长的趋势，最终破坏了环境，造成自然生态系统的崩溃。

（4）灭绝链，也称次级灭绝：它是指已灭绝的物种可能破坏了栖息地上的食物链和营养循环，从而引起其他物种的灭绝和种群下降。一些植物会因它们的授粉动物的灭绝而导致种群下降甚至灭绝。一些被捕食者灭绝会促使一些食肉动物的种群下降或灭绝。

其他一些人为活动因素也能促使种群下降和灭绝，如环境污染和气候变化，环境污染可能对一些水栖生物的灭绝和种群数量下降负主要责任。随着人类向大气排放的 CO_2 越来越多及气候的逐渐变暖，一些适应于寒冷环境的物种会逐渐走向灭绝。

10.3.2 鉴别种群下降的步骤

鉴别种群下降的主要方法包括 4 步（Caughley 1994）：①研究物种的自然历史，以获得下降种群生态学、环境和现状的知识；②收集足够的背景知识，列出下降的可信原因；③测量物种现在和以前的种群水平，并设立一组实施保护的对照，鉴别下降的公认因素；④检验

试验产生的假说，证实公认因素是下降的直接原因，而不是简单的相关。

10.3.3 下降种群保护的主要程序

尽管对下降种群的保护已有几百年的历史，但还没有系统的理论和方法。Caughley (1994) 提出了下降种群保护的主要程序：①应用科学方法说明种群为什么下降，哪个因素引起种群下降；②去除下降的因素；③对照实验，证实下降的原因；④通过转移 (translocation) 的方法，在未占据的面积上重新饲养（或种植），或尽可能地繁殖被保护的物种，尽可能在较近的地点繁殖，尽早地释放；⑤监测种群的再建立过程。

10.3.4 下降种群的种群生存力分析

有关下降种群的生存力分析研究工作做得很少，在理论和方法上还不成熟。但是目前有关种群生存力分析研究已渗透到这一领域。例如，有人把栖息地变化同种群动态联结起来，研究它的生存力，试图形成一套栖息地和种群生存力分析的（PVA）方法和理论。

在下降种群的种群生存力分析中一般不把遗传变异损失当作一个重要问题，因为下降种群的种群一般还比较大，近交衰退、隐性致死基因表现和遗传漂变不太严重。但对于连续几代小种群引起的瓶颈效应导致的遗传多样性损失和种群生存力下降问题，则应给予足够的重视。

10.4 异质种群的生存力分析

10.4.1 岛屿生物地理学分析方法

研究 PVA 的经典岛屿生物地理学方法有两种：发生率函数（Incidence function）(Diamond 1975a) 和岛屿模型 (Samson 等 1985; Shaffer 1981)。但这两种方法均不适用于连续分布的物种，如许多大陆的脊椎动物。

Belovsky (1987) 用岛屿生物地理学资料证实了 PVA 的 Goodman 模型。他比较了 Brown (1971) 和 Patterson (Patterson, Atmar 1986) 有关陆生哺乳动物在美国西南部山顶分布和存活状况与 Goodman 模型的预测，发现预测结果和观察结果一致。有人建议，应广泛地运用岛屿生物地理学资料检验 MVP 模型 (Shaffer 1987)。Berger (1990) 研究了美国西北部 122 个地点大角羊（Bighorn sheep）种群存活情况，发现这些种群在地理上是隔离的。研究结果表明：①小于 50 个个体的种群在 50 年内全部灭绝；②超过 100 个个体的种群存活了 70 年；③种群迅速灭绝不是由食物短缺、恶劣气候、捕食、种间竞争引起的。种群大小是种群存活的标志。Berger 的研究可以看成是探索 MVP（最小可存活种群）的实验途径。

从近几年的研究来看，岛屿生物地理学分析对 PVA 研究有重要意义，它是研究 MVP 的有效实验途径，可以证实 MVP 模型，同时，帮助我们理解 PVA 研究中异质种群的作用。

10.4.2 异质种群（Metapopulation）的生存力分析

由几个斑块种群或亚种群（subpopulation）组成的种群（Gilpin 1987），或组间个体迁移小于亚种群内个体迁移的一组亚种群叫异质种群（Simberloff 1988）。Hanski 和 Gilpin

(1991) 把异质种群定义为"种群的种群"。异质种群的一个重要特点是具有亚种群结构，亚种群间存在个体流(individual flow)。个体流对亚种群动态和遗传变异保持有重大影响(Gilpin　1987)。亚种群间的迁移能大大增加种群的稳定性，延长种群的存活时间 (Reddingius，Boer　1970；Roff　1974a，b；Murphy　1990)。即使是暂时存活的亚种群，也能延长异质种群和其他亚种群的存活时间(Howe，Davis　1991)。异质种群的灭绝取决于亚种群的灭绝(Ehrlich　1965；Ehrlich 等　1975)，亚种群的灭绝与其受到的环境干扰、亚种群大小、亚种群间的个体迁移速率、距离等有关。虽然在亚种群内近亲繁殖增加，遗传变异减少，但具有亚种群结构的异质种群拥有的遗传多样性，高于相同大小的非亚种群结构的种群遗传多样性 (Gilpin　1987；Ewens 等　1987)，原因是：①各亚种群也许固定了不同的等位基因；②不同亚种群经历的选择压力可能不同，不同亚种群包含了适应不同选择压力的遗传变异。前面提到的遗传变异的灾害模型也是一种异质种群模型，有亚种群结构的种群能保持种群的遗传变异。

异质种群在自然界中很常见。栖息地分布的差异、气候差异和人为干扰的差异都能造成种群的斑块分布，在某种程度上都能称为异质种群。PVA 把异质种群当作影响种群灭绝的重要因子来分析 (Simberloff　1988)。

10.5　种群生存力分析的保护生物学意义

小种群的保护在生物多样性保护中有特殊的意义，原因有 3 点：①紧迫性：小种群极易灭绝，其灭绝风险高于种群下降的物种。因此，快速把它们拯救出来是一项十分迫切的任务；②困难性：小种群不但对人为活动干扰极为敏感，而且随机因素对种群存活有重要影响。种群越小，随机因素对种群影响越大。即使完全排除了人为活动干扰，小种群的命运仍主要操纵在随机事件手中。因此，要小心地保护小种群。但由于种群数量小，其生态学和遗传学资料极其缺乏，这给小种群的保护带来了特殊的困难性；③目标性：保护生物多样性的目标之一是保持最大的物种多样性，阻止物种灭绝。应该认识到，在同一时间内保护所有的物种是困难的，因为人力、物力和财力有限。明智的做法是把有限的人力、物力和财力投入到最易灭绝的小种群的物种上，首先防止它们的灭绝。因此，生物多样性保护一直将小种群的保护放在中心位置，以此为依据发展出较系统的理论和方法——种群生存力分析。

PVA 对生物多样性保护有重要意义。通过 PVA，可以估计保护区所需面积大小 (Soule′，Simberloff　1986)。以前的保护区设计原则 (Diamond　1975b) 只能给出保护区越大越好的指导方针，并不能得出具体的保护区面积。本世纪初建立的保护区只排除了人为活动对物种的影响，并未考虑随机因素对物种灭绝的作用。而 PVA 就是研究随机因子对物种的影响，它能告诉我们一定面积或一定大小的种群在一定时间内的存活概率，因此它是自然保护区设计的重要依据。

Soule′和 Simberloff 提出估计自然保护区最小面积可分 3 步：①鉴别目标种或关键种，它们的消失或灭绝会明显地降低保护区价值或物种多样性；②确定保证这些物种以较高概率存活的最小种群数量(最小可存活种群)；③用已知密度估计维持最小种群数量所需的面积大小，以此作为保护区的最小面积。

用关键种或稀有种的最小可存活种群能确定出群落或生态系统保护区的面积。Soule′和 Simberloff 认为，一般地，群落或生态系统都有脆弱的物种，脆弱的物种先灭绝。如果群落或

生态系统中的脆弱物种能在保护区中长期存活，则群落或生态系统中的其他物种肯定也能长期存活。这样，群落或生态系统就不会丢失物种，因而就能保持比较完整的结构正常的功能。假定群落或生态系统存在脆弱的物种，一旦知道了目标种，就可以通过种群生存力分析得出最小可存活种群，再通过已知密度估计出保护区的面积。该面积就是群落或生态系统保护区的最小面积。脆弱的物种通常是群落或生态系统中的大型捕食者和稀有物种，如大型食肉和食草动物等。

小种群保护关心的是种群的遗传变化以及种群统计随机性和环境随机性对种群灭绝的影响。保护小种群的方法首先是在了解该种群的生态学资料、环境背景知识、地理分布信息、种群的遗传特征以及人为活动情况的基础上进行种群生存力分析和参数的灵敏度分析，了解危害种群存活的关键因素、种群灭绝的过程、灭绝风险和存活的基本条件、不同人为管理措施对种群存活的意义。以此为理论基础，科学地管理种群。Woodruff（1989）提出了一套具体的管理措施，这套措施基于种群保护的生态学和遗传学原理，主要包括：①使有效种群最大；②使种群增长率方差最小；③尽可能地得到可存活种群；④调整奠基者效应的遗传贡献；⑤监测和保持质量遗传变异和数量遗传变异；⑥减少种群的近交或清理种群的近交衰退基因；⑦避免远交衰退；⑧保持多个种群（异质种群）；⑨避免选择某种类型或家养环境；⑩提高自然行为格局，包括扩散、迁移和繁殖；⑪管理那些相互作用的种群，如传粉者、捕食物种、被捕食者、寄生者和竞争者。

10.6 展望

引起物种灭绝的因素分为两类：①系统压力和随机因素：系统压力主要包括不可改变的气候变化，如冰期；②人为活动干扰：如栖息地损失、破碎和人为捕杀等。随机因素包括种群统计随机性、环境随机性和遗传随机性等。分析模型只考虑某一种或几种不确定性，如Goodman 模型只考虑了统计随机性和环境随机性。VORTEX 随机模拟程序虽然把 4 种随机性都考虑进去，但未能把它们综合起来，继而确定出保持遗传多样性的 MVP 标准和统计学的 MVP 标准（Seal 等 1990 a，b）。Gilpin 和 Soule′的旋涡模型综合考虑了 4 种不确定性，但它是一个图解模型。综合性模型关键取决于建立种群遗传变异损失与种群增长率、增长率方差、死亡率和死亡率方差以及种群适合度之间的关系。这需要对种群遗传变异与种群参数及环境变化之间的关系作长期的研究，需要遗传学家和生态学家的协作。

种间关系可能对种群的存活有重要影响。目前种群生存力分析模型只是单物种的（Boyce 1992；Caughley 1994），还未发展到描述复杂种间关系的种群生存力分析模型。另外，目前的种群生存力模型主要描述小种群的灭绝行为，下降种群的种群生存力分析模型尚在孕育中。建立描述种间关系和下降种群的 PVA 模型是种群生存力分析未来发展的一个方向。

获取种群和环境的准确参数依赖于对种群进行长期、系统的观察并编制出生命表。绝大多数濒危动物的 PVA 研究缺乏有效资料。美国黄石公园对大棕熊的研究也只有 12 年的种群动态资料（Shaffer，Samaon 1985）。弗罗里达白尾鹿的 PVA 研究缺乏方法一致的种群动态观察资料，并且有关灾害、遗传变异、近亲繁殖方面的资料缺乏。巴厘燕八哥的 PVA 研究中绝大部分资料是估计或猜测的。参数缺乏或不准确影响到模型结果的准确性。然而，收集种群参数要花费巨大的人力、物力和时间（Shaffer 1987）。对于大型长寿命的脊椎动物而言，

准确估计生存力需要 30～40 年的种群动态数据，对于无脊椎动物如昆虫，则需要 7～8 年的种群动态资料（Boyce　1992）。因此，必须长期、系统地研究目标种的种群参数和环境参数，以保证模型结果的准确性。

目前，绝大多数 PVA 模型缺乏验证，这大大影响了模型的实际应用。模型一般预测几十乃至几百年的种群存活状态，而直接地验证要花费一个人一生或更长时间，这几乎是不可能的。较为间接的方法是用岛屿生物地理学资料检验模型（Simberloff　1988）。岛屿物种分布提供了各种随机因素对种群作用的综合结果，应大力开展这方面的研究（Shaffer　1987）。

MVP 虽然没有一个统一的为所有保护学家承认的数字，但对 MVP 的数量级认识却逐渐趋于一致。大小为 10～100 的种群太小，遗传变异将快速损失，统计随机性将很快促使种群灭绝。Soule′和 Simberloff（1986）认为有效种群大小在几百至几千才能达到保护要求。Soule′（1987b）猜测以 95％的概率存活几百年的 MVP 应在几千比较适合。Thomas（1990）通过种群动态研究，提出种群大小为1 000能达到正常波动的种群中期和长期存活要求，种群大小为10 000能保证种群波动极大的鸟兽中期和长期存活。种群几何平均值至少为5 500才能符合一个完整栖息地中种群的保护目标。从这些研究可以看出，种群的数量级在 103 以上能保证一般物种以较高概率中期和长期存活。

MVP 理论和实践之间存在巨大的差距。PVA 和 MVP 主要应用于人工繁育种群（Caughley　1994），如何把它们应用于野生种群是今后种群保护的重要研究课题。

MVP 还是设计自然保护区的一个重要准则（Soule′，Simberloff　1986）。Newmark（1985）检查了美国西北部 8 个公园和公园系统，发现只有一个公园系统能支持广布的哺乳类种群，其他 7 个公园和公园系统面积都不足以维持有效种群大小 MVP＝50 的种群。Belovsky（1987）比较了当今世界各国的公园面积和哺乳动物存活所需面积。他的计算表明，在自然条件下，只有 20％以下的公园中的大型的食肉动物（10～100kg）能期望存活 100 年，但没有一个公园大到能保证最大的食肉动物存活1 000年。4％～100％的保护区将允许最大的食草动物存活 100 年，只有 22％以内的保护区将允许其存活1 000年。

尽管 PVA 尚有许多问题未解决，MVP 的理论和实践差距很大，但 PVA 还是在快速发展，因为许多物种正面临着灭绝的危险，一些物种很可能在我们能收集到完全的种群参数和建立完备的理论前就灭绝了。因此，我们必须以现有的资料和不怎么完备的理论给物种保护提供理论指导，这是 PVA 工作的紧迫性所在。

目前，保护生物学有两个相对的发展趋势（Noss　1990）：①将对于特殊物种的个体生态学和种群生存力研究作为重点；②将整个群落、生态系统、景观和地区作为保护关心的焦点。而探索灭绝过程和阐明物种存活的必要条件已成为保护生物学研究的中心课题（Shaffer　1990），PVA 则是研究灭绝的有力工具。PVA 是一种新的、正在发展的、涉及到复杂问题，而且其经验、实验和理论知识还不完备的技术，因而，还没有成熟的方法和可被广泛接受的准则。然而，PVA 正在得到生物学家和野生生物管理者的承认和接受，并被逐步应用到保护实践中去。

第 11 章　自然保护区与国家公园

自然界分类单元中的绝大多数物种是未知的，脊椎动物与维管植物只占物种总数的 5% 左右。较小的生物常具有更大的多样性，但是它们却常被人们所忽略。对无脊椎动物、真菌和细菌等这些体积很小而数量巨大的生物，如果采用传统的方法来进行物种保护，从时间、经费、社会要求与目前的科学知识来说都是不可行的（Franklin　1993）。于是，近年来保护生物学的研究重心从单一物种的保护转移到物种栖息地及生态系统的保护。自然保护区与国家公园是生物多样性就地保护的场所，它们的建立和有效管理是生物多样性保护的战略举措。保护区的设计原则如何？如何进行大范围的生物多样性保护区的选址？如何进行保护区的建设、管理与评价？这些问题正是本章所要讨论的。

11.1　自然保护区的设计原则

在自然保护过程中形成的各种类型的自然保护区中，较大的是原始自然保护区和国家公园。原始自然保护区是人们无意识设立的，其目的是出于宗教或娱乐，诸如自然物朝拜处、狩猎保留地或动物保护地等。第一个国家公园黄石公园建立于 1872 年，随后国家公园在英、美等国迅速发展。70 年代以来保护生物学工作者意识到，以某一类生物资源或某一濒危物种为对象的资源保护工作已不再能满足保护全球生物多样性的要求。他们将目光转向保护自然资源和物种赖以生存的生态系统和栖息地，呼吁各国政府在特有种、稀有种、濒危种、受危种以及生态系统关键种分布的地区和“生物多样性的热点地区”建立各种类型的自然保护区。

保护区的类型取决于该特定地区、生态系统、物种或种组受威胁的程度，以及管理机构和当地的社会经济情况。自然保护区的设计原则也有差别。一般将自然保护区划分为以下 6 类：

(1) 科学保护区/严格自然保护区：在不受外来干扰的自然状况下，通过保护自然及其生态过程提供具有典型生态意义的自然环境，用来进行科学研究、环境监测和教育，在动态和进化状态下维护遗传资源的自然保护区。

(2) 国家公园（National Park）：1969 年，在 IUCN 第十届全会上确定国家公园应具有相当大的面积，包括一种或几种基本上未受人类开发利用的、具有代表性的生态系统类型，并包括一定的自然景观以及为科学、教育和娱乐的目的而保护具有突出的国家和国际意义的自然区和风景区。在这些地区禁止进行商业性资源开发。

(3) 自然遗迹/自然纪念地：保护和维护具有国家意义的自然风貌和当地特征的

本章作者：李迪强，蒋志刚，王祖望

保护区。

(4) 自然保护区/野生生物禁猎区：确保和维护在自然环境中具有国家意义的物种、类群、生物群落，以及需要人类的特殊管理、允许有控制地利用某些资源的地区。

(5) 风景保护区：在保持当地正常的生活和经济活动的情况下，既保护居民和土地相协调的具有国家意义的自然景观，又为社会提供娱乐旅游场所的地区。

(6) 多用途管理区/资源保护区：为综合利用和保护的自然资源，如水体、森林、野生生物、牧场和户外娱乐场所。

11.1.1 保护区的选址原则

传统的生态学是以自然平衡观作为理论基础的，认为生态系统有一个平衡稳定点，具有可预测的顶极状态，如果系统受到干扰，能进行自我调节，返回顶极状态。按照该理论，则有可能通过不受人类影响的封闭措施（如建立保护区）成功地保护生物多样性。但近 20 年出现的耗散结构理论认为，生态系统与周围环境进行着物质、能量与信息的交换，易受到对其内在结构与功能的周期性干扰。耗散结构理论更加强调过程、动态和内容，而不是稳定点。于是，将一个与周围环境隔离的群落或生态系统作为保护区是不易被保护的。自然保护区在自然干扰（也包括人为干扰）的作用下，可能引起状态改变。非平衡理论认为，简单地将保护区封闭起来，排除人为的干扰，不能达到保护生物多样性的目的，只有将物种、群落与变化过程相结合，才能达到保护的目的。

物种、基因与生态系统多样性在地球上并不存在一致的分布格局。由于人类活动的影响，自然生境退化与破碎化使得生物多样性的分布格局复杂多变。传统的自然保护区大多设在可利用资源少、生物多样性低的地区，根据风景点、娱乐和经济标准而设立的。现代保护生物学认为，在进行自然保护区的选址时，应该采用从上到下的递阶方法来作出决策，应考虑到生物的分布与生物多样性数量特征的热点地区（Noss 1994）。Scott 等（1993）提出的 GAP 分析就是在较大空间尺度上提供物种组成、分布与保护状态的概况，寻求没有出现在生物多样性保护区中的植被类型和物种多样性保护空白地区，在土地管理实践中或通过新建保护区来填补这些空白地区。

GAP 分析与自然保护区群的选址（Scott 等 1993）

GAP 分析利用实际植被的分布和脊椎动物（如果有其他数据可利用，也可加上其他分类单元）作为生物多样性保护的指示或代表，利用 GIS（地理信息系统）中的数字地图层来确定单个物种的分布、物种丰富度大的地区及现存生物多样性保护区中有代表性和没有代表性的植被类型，进行生物多样性保护区选址。GAP 分析一般包括如下 5 个步骤：

(1) 植被图：植被图是划分生态系统的主要依据，因为它提供了生物多样性保护评价的基础数据，所以植被图也是进行 GAP 分析的基本数据层。实际的植被图可以通过现存植被图的合并、卫星影像图的解译或是数字图像资料的分类而得到。植被图的比例尺从 1∶100 000～1∶500 000，因此更细的小景观没有办法描绘出来。在作图时，可以采用 ARC/INFO 等地理信息系统进行数字化，形成地理信息系统数据库。

（2）物种分布图：在 GAP 分析中，可通过确定适宜于该生物生存的植被类型多边形而精确确定物种的分布范围。由于很多研究集中在野生动物的栖息地描述上，因此可以利用传统的描述来建立生物栖息地与分布模型。在 GAP 分析中，至少需要以下 4 个方面的信息才能建立一个预测物种分布的 GIS 图：①数字化的植被覆盖类型或动物栖息地图；②研究区划分的地理单位，如县或网格系统；③指示该物种在每一个地理单元出现或没有的数据库；④在每一植被类型或栖息地类型出现或不出现的数据库。在进行栖息地描述时，可包括气候、潜在植被、水文、湿地等数据库。可以根据这些资料建立野生动物生境的 GIS 模型，利用数量化的简单生境与物种关系模型建立物种与一定的植被类型的联系，再依据已知物种的 GIS 图与植被图衍生出来的适宜生境图来建立目前该物种的分布图。

（3）物种丰富度图：利用地理信息系统进行物种分布图叠加时，能构建出显示每一植被多边形的期望物种数；或一个网格数据通过叠加，能显示出物种丰富度沿着环境梯度的变化。高的物种丰富度热点地区在这一分析中会清晰地显示出来，而且物种的丰富度图可以任意地根据研究目的产生，如将爬行类、哺乳类、啮齿类、狩猎种或其他任何已研究清楚的物种的分布范围图合并。一般说来，热点地区是高生境多样性的区域。

（4）土地所有权和管理级别：目前一般在美国进行的管理项目常用到 4 个级别：管理状态 1：包括大多数的国家公园、自然保护地、国家级的野生动物庇护所等；管理状态 2：大多数的荒野地、国家野生动物庇护所、土地管理环境关注区及其他一般的自然价值管理区，这些地区大多受到降低自然质量的利用；管理状态 3：大多数没有指明的公众土地如国家森林公园及有些地方法规保护但有潜在破坏、利用倾向的地区；管理状态 4：没有法律约束的自然保护和管理，主要用于高强度利用的私人或公众用地。

（5）寻找空白地区：最后一步是将建立的生物多样性热点地区和其他需要优先保护的地区相比较，找出保护上的空白地区。至少应该使每一物种和植被类型在保护区系统中出现一次。没有被保护的和没有代表性的植被类型和热点地区是需要立即采取保护行动的地区。在任何情况下，确定生物多样性管理区更应该根据生态区的特征来分析生物多样性的分布，而不是根据行政区。省际的生物多样性地理信息系统应与地区、全国或全球的相比较，从而探讨保护区的设立位置。

近 100 年来，人们对保护区选址原则进行了大量讨论，提出了不同的标准。一般来说，自然保护区的确立原则包括：

（1）典型性（typicalness）：在不同自然地理区域中选择有代表性生物群落的地区建立保护区，以保护其自然资源和自然环境，探索生物发展演化的自然规律。保护区所代表的自然地理区域的范畴对确定该保护区的类型和级别有着至关重要的意义。

（2）稀有性（rarity）：稀有种、地方特有种或群落及其独特生境，以及汇集了一群稀有种的所谓动植物避难所的地区，在保护区选址中具有特别重要的优先地位。

（3）脆弱性（fragility）：对环境改变敏感的生态系统具有较高的保护价值，但它们的保护比较困难，需要特殊的管理。

（4）多样性（diversity）：保护区中群落的数量多寡和群落的类型取决于保护区立地条件

的多样性以及植被的发生历史因素，这也是保护区选址的重要依据。

(5) 自然性 (naturalness)：表示自然生态系统未受人类影响的程度。自然性对于建立以科学研究为目的的保护区或保护区的核心区的选择具有特别的意义。

(6) 感染力 (intrinsic appeal)：虽然从经济的观点来看，不同物种具有不同的利用价值，但是由于科学技术的发展和认识的深化，一些动植物新的经济价值不断被发现。由于不同的物种和生物类型是不可替代的，就这个意义上来说，各个物种及生物群落和自然景观都是等价的。因此从科学观点来看，很难断言哪一种生物群落类型和哪一物种更重要。由于人类的感觉和偏见，不同有机体具有不同的感染力。虽然这一标准只是人类的感觉要求，但对选择风景保护区来说仍很重要。

(7) 潜在价值 (potential value)：一些地域由于各种原因遭到了破坏，如森林采伐、沼泽排水和草原火烧等。在这种情况下，如能进行适当的人工管理或减少人类干扰，通过自然的演替，原有的生态系统可以得到恢复，有可能发展成为比现在价值更大的保护区。

(8) 科研潜力 (scientific research potential)：包括一个地区的科研历史、科研基础和进行科研的潜在价值。

上述选择自然保护区的标准有时可能是互相交叉、互为补充的，例如一个具有代表性的保护区同时可能具有多样性、天然性、科研价值；有些标准则可能相互矛盾，相互排斥，如一个稀有的保护对象往往很难具有典型性或代表性等。因此保护区的选择是一个十分复杂的问题，运用上述标准进行选择和评价时，必须和建立自然保护区的目的结合起来，以保护物种多样性最丰富的地区，面积大、功能完整的生物群落或生态系统的典型代表，以及特有物种或特殊兴趣的群体。

考虑代表性与生物多样性应在不同尺度上进行。生物多样性的另一个重要尺度是种在狭窄分布范围的特有性。特有种的中心是许多特有种共存的地方，特有性与物种丰富度不是完全相关的，特有性高的地区在真正的岛屿、隔离山峰及沙漠绿洲等特殊生境。因为是局部性的，所以特有种具有较高的灭绝危险，应该在保护区之内。各个国家和地区要求保护特有的动植物区系、生境和生态过程，这也是特有性与代表性的统一。以下为中国自然保护区建立标准及类型与级别划分。

中国自然保护区建立标准及类型与级别划分

凡具备以下条件之一的地区都可以建立自然保护区：

(1) 代表各种不同自然地带的典型自然生态系统。

(2) 自然生态系统或物种已遭破坏，而又有重要价值、亟待恢复的地区。

(3) 自然生态系统比较完整、自然演替明显、野生物种源丰富的地区。

(4) 国家规定保护的珍稀动物、候鸟或具有重要经济价值的野生动物的主要栖息地区。

(5) 典型而有特殊意义的植被、珍贵林木及有特殊价值的植物原生地或集中成片的地区。

(6) 具有特殊保护意义的地质剖面、冰川遗迹、熔岩、温泉、瀑布、化石产地等自然历史遗迹地。

中国地域辽阔，气候多样，地形复杂，加上陆地受海洋气候影响不一，各地的植被和动植物区系变化很大，再加上不同地区经济发达程度不一，因此应在不同的

自然区划的基础上，对森林区、草原区、荒漠区、湿地、海岸带和海洋自然保护区进行合理布局。

根据中国自然保护区区划，我国共划分为9大区：东北山地平原区、蒙新高原荒漠区、华北平原黄土高原区、青藏高原寒漠区、西南高山峡谷区、东南西部山地丘陵区、华中丘陵平原区、华南低山丘陵区、东南部海洋海岛区。不同区域有不同的生物区系与环境特征，在进行保护区选择时，应兼顾到各区域的代表性，根据经济情况确立设置的地址与分布。

另外，中华人民共和国国家标准《自然保护区类型与级别划分原则》中，将自然保护区分为自然生态系统类、野生生物类和自然遗迹类。自然生态系统类型自然保护区以具有代表性、典型性与完整性的生态系统为保护对象，野生生物类以保护珍稀濒危物种为目标。

国家级自然保护区包括那些在全球或国内所属的生物气候带内具有高度代表性和典型性、高度丰富的生物多样性的生态系统，具有全球稀有或国内仅有的自然性好的完整生物群落或生境类型，国内或所属生物地理界中著名的野生生物物种集中分布区，或国家特别重要的野生动、植物主要产地，或国家特别重要的驯化栽培物种及其野生亲缘种的主要产地。省级生态系统保护区为在所管护区所属生物气候带有高度的代表性与典型性的、国内稀有或区内仅有的具有高度多样性的相对完整的生物群落及生境类型，以及野生生物种的主要分布区与模式标本产地。市、县级的保护区强调在本地稀有或仅有的较好生物多样性的地区。

11.1.2 保护区的形状与大小原则

面积大的保护区与面积较小的保护区相比，大的保护区能较好地保护物种和生态系统，因为大的保护区能保护更多的物种，一些物种（特别是大型脊椎动物）在小的保护区内容易灭绝。保护区的大小也是生境质量的函数。保护区的大小可能部分地代表关键资源的数量与类型。就维持某一物种有效种群而言，低质量的资源比高质量资源需要更大的面积。

一个保护区的重要程度随面积的增加而提高。一般而言，自然保护区面积越大，则保护的生态系统越稳定，其中的生物种群越安全。但自然保护区的建设必须与经济发展相协调，自然保护区面积越大，可供生产和资源开发的区域越小，这与人口众多和土地资源贫乏的国家发展经济是不相适应的，为了兼顾长远利益和眼前利益，自然保护区只能限于一定的面积，因此保护区面积的适宜性是十分重要的。

保护区的面积应根据保护对象和目的而定，应以物种—面积关系、生态系统的物种多样性与稳定性以及岛屿生物地理学为理论基础来确定保护区的面积。通常物种数量与其生存空间存在着明显关系，在一个区域内，随着面积的增加，物种数目增加，但面积增加到一定程度，物种数目并不一定无限增加。目前保护区大多是孤立地分布在人为活动环境中，呈岛屿状分布。按照岛屿生物学理论，随着岛屿上物种数目的增多，物种迁入率下降，但灭绝率提高。

物种数随面积的变化符合下面关系式：

$$S=C\times A^{z}$$

S 为物种数，A 为岛屿面积，C、z 为常数。C 值主要取决于测度单位及栖息地和生物类群，z 值一般在0.24～0.34之间。

保护区的大小也与遗传多样性的保持有关，在小保护区中生活的小种群的遗传多样性低，更加容易受到对种群生存力有负作用的随机性因素的影响。与试验饲养种群相似，小的种群容易导致遗传漂变和有奠基者效应的遗传异质性丢失（Lande　1987）。

保护区的大小也关系到生态系统能否维持正常功能。物种的多样性与保护区面积都与维持生态系统的稳定性有关。面积小的生境斑块，维持的物种相对较少，容易受到外来生物的干扰。只有在保护区面积达到一定大小后才能保持正常功能，因此在考虑保护区面积时，尽可能包括有代表性的生态系统类型及其演替序列。

保护区大小的确定还应该考虑到干扰与环境变化的作用，特别是全球变暖对保护区的影响。据国际上不同全球环流模型（GCM）的预测，到下个世纪 20 至 30 年代，全球平均温度将增加 1.5～4.5℃，雨量将增加 7%～15%（IPCC　1992）。许多温带植被将向北移动数百公里或向高海拔地区移动数百米，多数地区的气候、生境条件有大的变化。所以在设计保护区大小时，还应该充分考虑到全球变化的影响。保护区的面积应尽可能地大，允许生态系统对气候变化自然适应，选址时特别优先考虑有完整的海拔梯度的地区。图 11-1 显示了全球变暖与生境破碎化对保护区的可能影响。

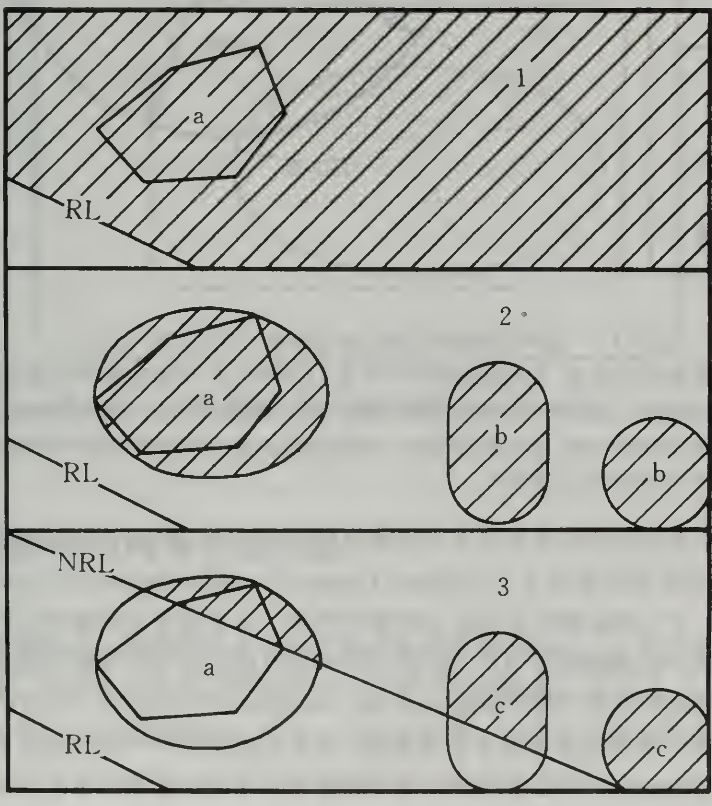


图 11-1　全球变暖与生境破碎化对保护区的影响（Peters，Darling　1985）

1. 人类干扰以前，a 为保护区的位置；

2. 土地利用的影响，使保护区成为岛屿，a 为保护区的位置，b 为残存的自然植被；

3. 人类活动与全球变暖对保护区的影响，a 为保护区的适宜生境减少，c 为残存植被；

RL 为生物群区的边界，NRL 为全球变暖后的边界；阴影部分示自然植被。

Wilson 和 Willis (1975) 认为，考虑到保护区的边缘效应，则狭长型的保护区不如圆形的好，因为圆形可以减少边缘效应，狭长型的保护区造价高，受人为的影响也大，所以保护区的最佳形状是圆形（见图 11-2)。如果采用南北向的狭长型自然保护区，则要保持足够的宽度。

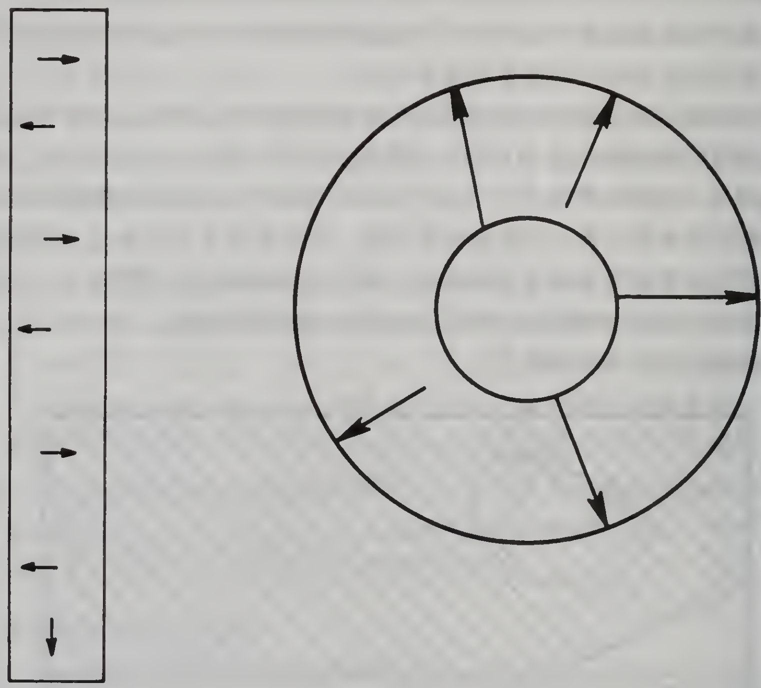


图 11-2 保护区面积和边缘关系示意图 (Meffe 等 1994)

如果保护区很窄，则在矩形保护区中没有真正的核心区，而圆形保护区有核心区（中间小圆圈)。在图中，当保护区局部边缘破坏时，对圆形保护区中实际的影响很小，因为保护区都是边缘；而矩形保护区中，局部边缘生境的丢失将影响到保护区核心内部，减少保护区核心区的面积。

关于建立一个大保护区好还是几个小保护区好 (Single large or several small，SLOSS)的问题曾经是 70 年代争论的焦点之一 (Glipin，Diamond 1980；Simberloff，Abele 1982)。大多数研究认为，一个大的保护区比几个小的保护区好。这是因为大的保护区可以包含有更多的物种。由于小保护区的隔离作用，保护区的物种数可能超过保护区的承载能力，从而使有些物种灭绝，这种现象称为“物种松弛 (species relaxation)” (Harris 1984；Miller，Harris 1987)。一般说来，那些完全依赖于当地植被、需要大的领地和种群密度较低的物种很容易在保护区内灭绝 (Harris 1984)。然而，反对者认为，小保护区虽然容易发生局部灭绝，但能在相对大的范围内保护相当数量的代表生境 (Quinn，Hastings 1987)。因为大的保护区划分成较小的保护区以后，有利于提高生物避免灾难性突发事件（如火灾、传染病）的能力。多个小的保护区具有生境的多样性，保护的物种会更多。

11.1.3 保护区内部的功能分区原则

保护区的内部功能分区区划是生物多样性保护区的一个全新的观点，在进行保护区内部

区划时，一般分为 3 部分，即核心区、缓冲区和实验区（图 11-3）。将生物多样性保护与生物资源持续利用结合起来，是传统的封闭式保护区概念上的突破。

核心区是原生生态系统和物种保存最好的地段，应严格保护，严禁任何狩猎与砍伐。其主要任务是保护基因和物种多样性，并可进行生态系统基本规律的研究。

缓冲区一般应位于核心区的周围，可以包括一部分原生性的生态系统类型和由演替系列所占据的受过干扰的地段。缓冲区一方面可防止对核心区的影响与破坏，另一方面可用于某些实验性和生产性的科学研究。但在该区进行科学实验不应破坏其群落生态环境，可进行植被演替和合理采伐与更新试验，以及野生经济生物的栽培或驯养等。

缓冲区周围还要划出相当面积作为实验区，用作发展本地的特有生物资源的场地，也可作为野生动植物的就地繁育基地，还可根据当地经济发展需要，建立各种类型的人工生态系统，为本区域的生物多样性恢复进行示范。此外还可在当地推广实验区的成果，为当地人民谋利益。

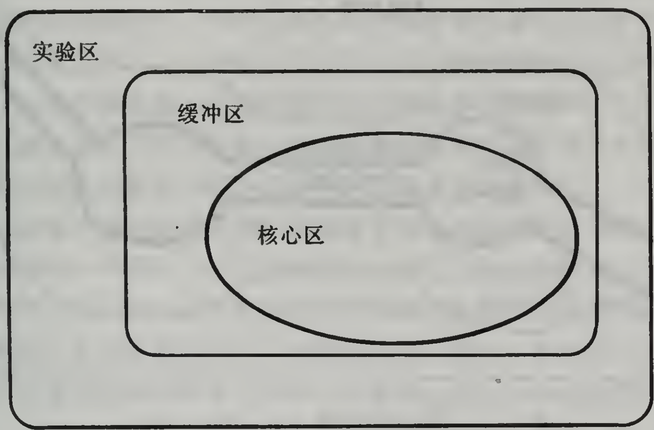


图 11-3　一个理想的自然保护区的功能分区（Noss 等　1994）

11.2　自然保护区网与生境走廊

人类活动所导致的生境破碎化是生物多样性面临的最大威胁。生境的重新连接是解决该问题的主要步骤，通过生境走廊可将保护区之间或与其他隔离生境相连。建设生境走廊的费用很高，同时生境走廊的利益可能也很大，只要有可能，就应当将主要的生境相连。生境走廊作为适应于生物移动的通道，把不同地方的保护区构成保护区网。

11.2.1　区域自然保护区网模式

Noss 等（1986）认为，自然保护区的设计与研究集中在单个保护区是不可取的，因为：①单个的保护区不能有效地处理保护区内连续的生物变化；②只重视在单个保护区的内容而忽略了整个景观的背景，不可能进行真正的保护；③单个保护区只是强调种群和物种，而不是强调它们相互作用的生态系统；④在策略上应趋向于保护高生物多样性的地区，而不是保持

地区的生物多样性的自然性与特征。因此，Noss 等提出了在区域的自然保护区网设计的节点—网络—模块—走廊（node-network-modules-corridors）模式。

节点是指具有特别高的保护价值、高的物种多样性、高濒危性或包括关键资源的地区。节点也可能在空间上对环境变化表现出动态的特征。但是节点很少有足够大的面积来维持和保护所有的生物多样性。所以，必须发展保护区网来连接各种节点，通过合适的生境走廊将这些节点之间连接成为大的网络，允许物种基因、能量、物质在走廊中流动。

多用途模块是由 Harris (1984) 提出的，是指除一个保护得很好的核心区以外，在核心区与远离中心的人类利用土地之间的缓冲带。在核心区不允许开发，而缓冲带允许一定的人类活动与科学研究，允许进行与核心区生物多样性保护相兼容的活动，如教育、生境恢复、生态旅游等。

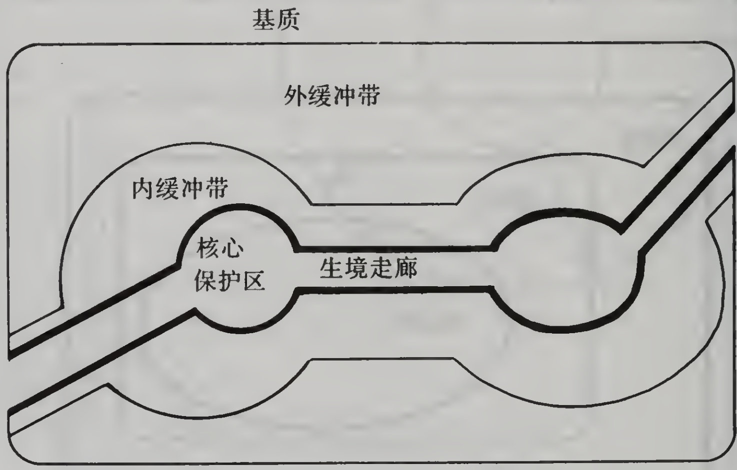


图 11-4 生境走廊模型（Noss 等 1994）

一个区域的保护区网包括核心保护区、生境走廊带和缓冲带（多用途区）。图 11-4 中仅显示了两个保护区，但一个真正的保护区网应包括多个保护区。内缓冲带应严格保护，而外缓冲带允许有各种人类活动。

11.2.2 生境走廊的类型

不同物种的扩散能力差异很大。例如，一个夜行哺乳动物能通过 100m 宽的无植被区，而对森林内部的鸟类和白天活动的蛇来说，这 100m 宽的地带是不可逾越的障碍。不同的物种需要的廊道不一样，有时廊道相当于一个筛子，能够让一些物种通过，而不让另一些物种通过 (Noss 1991)，对不同的物种要求有不同的廊道类型。

野生动物的廊道有两种主要类型：第一种是为了动物交配、繁殖、取食、休息而需要周期性地在不同生境类型中迁移的廊道；第二种类型是在异质种群中个体在不同生境斑块间的廊道，以进行永久的迁入迁出，在基因流动及在当地物种灭绝后重新定植。

Noss 提出了 3 种在不同时空尺度上的野生动物走廊类型，因为不同时空尺度和生物的不同组织水平有不同的生境连接问题。①小尺度的两个紧密相连的生境斑块的连接，如篱笆墙的设计适应于特定的边缘生境，如一片树林之间可以利用狭窄的乔木、灌丛条带来使小脊椎动物（如啮齿类、鸟等）的移动，这样的走廊仅仅适宜于边缘种的特点，而不利于内部种的

移动；②在景观镶嵌尺度的走廊上建立比第一类更长、更宽的连接主要景观因素的廊道，它们作为保护区景观水平上的廊道使内部种和边缘种作昼夜或季节性的或永久的移动，要求有大片带状的森林将其他分离的保护区沿河边森林、自然梯度或地形（如山脊等）连接；③连接区域内的自然保护区网。

11.2.3　生境走廊的功能

在设计廊道时，首先必须明确其功能，然后进行细致的生态学分析。影响生境走廊功能的决定因子很多，有关的研究主要集中在具体生境和特定的廊道功能上，即允许目标个体从一个地方到达另一个地方。但在一个真实景观上的生境廊道对很多物种会产生影响，所以，在廊道的计划阶段，以一个特定的物种为主要目标时，还应当考虑景观变化和对生态过程的影响。实际上景观廊道在保护生物学中的作用是：①给野生动物提供居住的生境；②作为移动的廊道。进一步可细分为：允许动物昼夜或季节性移动；有利于扩散与种群间的基因流动和避免小种群灭绝；允许物种进行长距离迁移和适应随时发生的外界环境变化（如火灾等）。

对一些特殊的生境类型而言，即使是很小的生境走廊也是应该保护的。河岸森林有丰富的冲积土壤和高的生物生产力，生存着丰富的昆虫及脊椎动物和许多以树洞和基质作为领域的鸟兽，因此像河岸森林这样很小的移动走廊也应当保护。

大保护区间的走廊是核心区的扩展，生境走廊的宽度包含了适宜生境，因此能将边缘效应减少到最小。走廊的最佳宽度与保护目标种的领域大小相关。

保护区或其他合适生境斑块间的动物廊道是生境走廊最重要的功能之一。一个核心保护区可能不包括大型动物一年甚至一天的活动范围，建立生境走廊的目的是为一种动物提供生存空间，保持物种安全的迁移机会。脊椎动物特别是一些有蹄类动物在领域之间的迁移路线是相对固定的。高速公路的建设则阻止了动物的迁移，因为一般的动物只会通过路面而不会利用专门为野生动物修建的地下通道。于是，在高速公路上许多动物因车祸而死亡。如美国加利福尼亚的研究人员给 35 只美洲狮（*Felis concolor*）戴了无线电项圈，在开始研究的两年中，就有 7 只美洲狮在高速公路上被汽车撞死。

扩散是指动物远离它们原来栖息地的迁移。生境破碎化可产生地理隔离，不利于物种个体扩散，因此只有保持那些动物的扩散生境走廊时，动物才能安全扩散。有关动物扩散的研究表明，在设计保护区时，必须通过适合的生境走廊将保护区的核心区或目标种群的中心联系起来。

由于 CO_2 等温室气体增加所导致的温室效应，许多温带植被会向北移动数百公里或向高海拔移动数百米。而人类活动改变了土地利用类型，相当于在景观尺度上设置了许多屏障，这将对物种的长距离移动产生致命的影响。在生境走廊设计时应该充分考虑其后果。如果全球变暖的速度如所预测的那样快，即使是设有理想的廊道，许多物种也不能很快地迁移。

11.2.4　生境走廊设计

保护区间的生境走廊应该以每一个保护区为基础来考虑，然后根据经验方法与生物学知识来确定。应注意下列因素：要保护的目标生物的类型和迁移特性，保护区间的距离，在生境走廊会发生怎样的人为干扰，以及生境走廊的有效性等。

仅由边缘生境组成的生境走廊称为线形生境走廊（line corridor），与此相对的是带状生境走廊（strip corridor），带状走廊包含有更宽的内部生境，具有完整的群落功能，而且生境走

廊具有很大面积，具有自己的斑块动态。

为了保证生境走廊的有效性，应以保护区之间间隔越远则生境走廊越宽的要求来设置生境走廊。因为大型的、分布范围宽的动物（如肉食性的哺乳动物）为了进行长距离的移动需要有内部生境的走廊。如在 50m 宽的生境走廊中黑熊不可能移动多远距离。动物领域的平均大小可以帮助我们估计生境走廊的最小宽度（表 11-1）。

表 11-1 几种哺乳动物最小生境走廊宽度估计

物　种	位　置	最小宽度 (km)	来　源
狼	美国明尼苏达州	12.0	Nowak，Paradiso 1983
狼	美国阿拉斯加	22.0	Ballard，Spraker 1979
黑　熊	美国明尼苏达州	2.0	Rogers 1987
美洲狮	美国加州	5.0	Hopkins 1982
短尾猫	美国南卡罗来纳州	2.5	Giffith，Fendly 1982
白尾鹿	美国明尼苏达州	0.6	Nelson，Mech 1987
矮　蠓	坦桑尼亚	0.6	Rood 1987

注：本表数据基于平均雌性家域大小计算（Meffe 等 1994）。

研究表明，使用生境走廊时除考虑家域与走廊宽度外，其他因素如更大的景观背景、生境结构、目标种群的社会结构、食物、取食型也影响生境走廊的功能（Lindenmayer，Nix 1993）。因此，设计生境走廊需要详细了解保护物种的生态学特性。

11.3 保护区与生态旅游

保护区的经费来源是目前保护区管理的最大问题之一。生态旅游可以给保护区带来经济效益，同时也能对参观者进行自然保护的教育。因此，生态旅游被定义为使当地人民生活幸福与保持保护区环境而开展的旅游（IUCN 1993）。在生态旅游的讨论中，最受人们关注的是旅游者对保护区生态环境的影响，这是保护区生态旅游规划管理中要考虑的重要问题。

11.3.1 自然保护区的旅游资源及其评价

旅游资源可以分为两大类：一是自然资源，二是人文资源。自然资源是指由自然界中地理环境和生物所构成的、吸引人们前往进行旅游活动的天然景观，包括地貌、水文、气候、动植物等；人文资源是指古代人类的社会活动的遗迹和现代社会活动的产物，包括人文景物（如古代建筑、历史遗迹和遗址、现代建筑和近代纪念地和纪念物）及文化传统（即民族节日、民族艺术、手工艺、风土人情、语言、宗教、政治、科学等）。保护区的生态旅游是以自然资源为主的自然景观与动植物资源的旅游。为了吸引游客，必须建设保护区的服务设施，扩大交通系统。旅游业的发展促进了当地人们的生活改善，当地人们生活的改善反过来又有利于保护区工作的开展。

旅游资源的评价包括以下 3 方面：

（1）吸引力评价：评价的要素包括欣赏价值、文化价值、科学价值、旅游项目——游览内容丰富程度、环境条件、季节差异、特殊价值及游客容量。

艺术欣赏价值：主要是指景物的艺术特征、地位和意义。如我国的名山之中华山以险为

绝，泰山以雄为奇，衡山之秀丽闻名中国，峨眉山的三大自然景色（日出、云海、宝光）、雁荡山的四大奇观（峰、瀑、涧、石）及桂林四绝（山青、水秀、洞奇、石美）为游人向往。这些地区多被设计成为国家公园。在保护区的旅游资源中，具有独特景观与生物资源的地方观赏价值很高，如长白山自然保护区的原始红松林及成片的绚丽多彩的草原景色。

历史文化价值：指历史古迹的类型和年代以及在历史上的位置等，属于人文旅游范围，如一些文物保护点。

科学价值：旅游资源中有很多资源具有重要的科学研究价值，珍稀、罕见的生物资源是游人所想见到的，如珍稀动物中，四川的大熊猫、长江的白鳍豚和扬子鳄等，都是具有很高科学研究价值的动物。

旅游项目——游览内容丰富程度：任何一个著名的旅游区都是由不同的景观要素构成的综合体，有些要素起主要作用，有些起辅助作用，但都是旅游区不可分割的组成部分，各要素之间相互补充才使风景区具有特殊的吸引力与感染力。一些著名的风景区是人文资源与自然资源都丰富的地方。

环境条件：指气候、地形、旅游和生存需要的水的质量和分布等。

季节差异：不同的季节自然景物会出现不同的变化，有些条件不适宜进行生态旅游，导致游客数量呈现明显的季节变化。如北方冬季寒冷条件下不适于草原旅游。

景区的游客容量：游客容量又称旅游承载力，是指既满足旅游者游览要求又不破坏旅游资源时所能容纳的旅游者数量。不同的景点对于旅游者的吸引力不一样，旅游者的滞留时间长短也不一样，游客容量的计算是一项很复杂的工作。游客容量一般指容人量（人/m^2）或容时量（小时/景点），取决于景点的空间大小和景点质量高低。

(2) 开发条件评价：包括地区经济条件评价、可进入性、依托城市的程度、通讯条件、地方积极性、已有的设施情况等。

(3) 效益评价：目前每年年均接待游人量、开发所需投资量、投资来源、客源预测、社会效益等。

11.3.2　生态旅游区的规划与建设

在保护区开展旅游之前必须制定管理规划，根据游客的数量以及能够为游客提供娱乐机会的范围确定这一场所的承受能力。生态旅游必须以各个保护区的承受能力为前提，以避免生态功能的破坏。具体应按照以下原则：

(1) 根据生态学原理开发旅游资源：在进行旅游资源的开发、规划、建设和利用时，自然保护应贯穿其中。根据服务目的安排旅游用地，在保护区与其他土地之间综合规划、建设旅游设施，设立严格的保护区与旅游区间的界限。

(2) 控制游客量，维持生态功能：必须按照生态限度的范围控制游客量，即使旅游区的环境质量与游客数量之间存在着一个“最佳值”。因为游客的进入会带来许多污染，如噪声、灰尘、垃圾及汽车尾气等。因此在旅游旺季，应制定计划旅游措施，确定各景点的合理游客容量和游览路线，合理控制各个景点的游览者数量。

(3) 合理分配旅游收入：使旅游的收入有利于保护区的建设与保护区当地人们生活水平的提高，将生态旅游与保护区的建设、保护区工作人员生活状况的改善与自然保护区的自主发展结合起来。要求生态旅游的经营者向游客收取保护区利用的专项费用，要求生态旅游经营者从年收入中为保护区利用缴纳一定比例的税金，对保护区提供的设施建设、医疗服务、道

路维护、导游和解说等予以补偿。

11.3.3 自然保护区旅游管理

在旅游管理上，美国林务局提出了一系列的管理规程与标准。包括娱乐机会谱（Recreation Opportunity Spectrum，简称 ROS）、可接受变化的限制（Limit of Acceptable Change，简称 LAC）及游客影响管理（Visitor Impact Management，简称 VIM）。美国森林管理处提出了生态旅游规划的娱乐机会谱的概念，将娱乐机会谱划分为 6 个等级：城区（urban）、农区（rural）、有道路的自然区（roaded natural）、半原始的有交通工具可到达地区（semi-primitive motorized）、半原始的无交通工具可到达地区（semi-primitive non-motorized）和原始的地区（primitive），包括从开发到不开发的系统的变化。城区的人为娱乐设施多，交通便利，到达的人多，使用密度大，而原始地区的自然环境很少受到人类影响。人类对环境的改变、可接近性、使用者的相互影响和保护区的管理分区等是娱乐机会谱（ROS）的核心内容。这些因素的变化决定了娱乐活动的特点。

可接受变化限制（LAC）是美国林务局有关自然保护区旅游使用强度规划与管理计划。LAC 是根据自然保护区的管理目标确定的量化指示物，可利用这些指示物的变化来定义旅游管理的标准。LAC 包括 4 个基本步骤：①确定可接受的和可取得的社会和资源标准；②寻找标准要求和现存环境之间的差异；③确定达到标准所需的管理行动；④监视与评价管理的有效性。LAC 开始的目标是在帮助遥远的地区进行生态旅游规划时建立社会与生态标准，特别是自然性与环境质量的决定因子。LAC 有两个重要的改进，第一是娱乐承载力（Recreational Carrying Capacity，简称 RCC）的重要改进：RCC 过于简单地定义了旅游目标，忽略了利用技术估计承载力的结果与进行资源、社会影响、人为利用和价值评价之间的重要区别，而 LAC 是基于人们的使用、理解和自然保护区的价值来制定的一个真实的标准；第二是标准的制定不只是考虑技术和旅游者，同时也考虑到自然保护区、经济、旅游和生态工作者。

游客影响管理是就生态旅游对自然保护区影响的原因进行系统地分析，寻找减少旅游对自然保护区负面影响的有效管理策略，提出解决问题的方法；从法律、政策、社会和生态数据来评价保护区特定的管理目标，从旅游者和生态系统两个系统来考虑。为了使管理的可操作性增加，将自然和社会知识结合起来选择管理目标的指标或指示物，将前面的标准按照指示物进行数量化，用指示物来定义管理目标，对当前的现状进行评价，然后寻找出问题的原因，提出有效的适宜的解决办法。

中国的生态旅游尚属开始阶段，因此必须明确生态旅游与自然保护的关系，要把使用旅游资源与保护旅游环境结合起来，把追求旅游的经济目标与追求旅游的生态目标结合起来，把向游人介绍旅游景点与向游人宣传保护旅游资源结合起来，使旅游资源经久不衰，永续利用。

11.4 自然保护区的管理与评价

自然保护区建立以后，管理工作是最为重要的，管理是完成保护区目标的具体手段和措施。即在获取最佳生态效益的前提下，争取最大的经济利益与最好的社会效益。具体包括保护区的生态目标管理（群落与生态系统结构与功能的保护）、科研管理、行政管理、对外宣传、旅游管理等。评价是对保护区的目标与管理现状进行分析，确立该采取的行动。

11.4.1　自然保护区科学管理的主要内容

自然保护区的科学管理工作包括行政管理系统、科研管理系统、生态与景观管理系统、经营管理系统及宣传教育管理系统等等。

世界自然资源保护大纲规定的自然保护的 3 个目标为：保持基本的生态过程与赖以生存的生态系统；保存基因的多样性；保护物种使之能被永续利用。在中国的自然保护纲要中规定：自然保护的主要目标是保护人类赖以生存和发展的生态过程和生命支持系统，使其免遭破坏和污染，保证生物资源的永续利用；保存生物物种的遗传多样性与保留自然历史纪念物。

Meffe 等（1994）在世界自然资源保护大纲的 3 个目标的基础上，提出保护区管理的 5 个目标：①关键的生态系统过程必须保护：必须丢弃单个物种的管理方式，而应该重点保护生态过程；②管理的目标必须来自对保护区系统的生态学理解；③将外部的负面影响如污染等减到最小，而外部有益的方面必须使之达到最大；④进化过程必须得到保护；⑤自然保护区的管理应是顺应生态规律的，要将人为的介入降至最小。

中国自然保护区的建设目标有以下 4 条：①保护自然环境和自然资源，维护自然生态的动态平衡，在科学的管理下保持本来的自然面目，一方面维持有益于人类的良性的生态平衡，另一方面创造最佳人工群落模式和进行区域开发的自然参照系统；②保存物种的多样性，即保存动物、植物、微生物物种及其群体的天然基因库；③维持生态系统包括生物物种和自然资源的永续发展和持续利用，使其不但成为种质资源的提供基地，也成为经济建设的物质基础；④保护特殊的有价值的自然人文地理环境，为考证历史、评估现状、预测未来提供研究基地。

区域或一个国家自然保护区如何合理布局，保护区类型合理比例的确定，各级保护区（国家级、省级、县级）发展比例，以及每个自然保护区的资源管理和利用等，都要通过规划的制定和实施来达到目的。因此，规划管理是自然保护区科学管理的基础。

自然保护区的规划还必须以区划工作为依据。自然保护区区划工作是一项十分重要的工作。要建立既能反映出我国复杂多样的自然地理环境的各种类型的自然保护区，又能使自然保护区在全国范围内的分布比较合理，形成体系完整的中国自然保护网络，并与世界自然保护网络协调地衔接起来，就必须首先搞好我国自然保护区划工作（见第 14 章）。

自然保护区法是调整自然保护区建立、保护、管理方面各种社会关系的法律规范的总和。它的宗旨是用法律手段保障自然保护区的正确建立和有效保护，以最充分地发挥这种特殊自然保护形式对人类长期的生存与繁荣的积极作用。

科学管理自然保护区必须以科学技术作为基础和后盾，没有科学研究的指导要进行现代化的管理是不可能的。自然保护区的研究包括以下内容：①保护区内生态系统调查和分析，包括其结构、功能稳定性、多样性、矿物质和能源等等；②确定生物圈内的保护区单元是否具有代表性并研究和建立有关这种确定的方法。

11.4.2　自然保护区的评价

自然保护区的评价应该包括 3 个方面：生态评价、管理现状评价和社会经济现状评价。自然保护区及其保护对象的生态评价是鉴别保护区的生态价值和科学意义，从而为选择建立自然保护区和保护区级别的晋升提供科学依据，这是自然保护区建设和管理中的一项基本工作。

国内外在自然保护区和野生动物及其生境的生态评价指标方面的研究很多（张建华等

1993)。在过去30年中，评价所用的指标比较多，如多样性、稀有性、自然性、面积、代表性、教育价值、科研价值、人类威胁、潜在价值、感染力、脆弱性、物种丰度、土地有效性等。李渤生等（1994）应用这些标准对珠穆朗玛峰自然保护区进行了评价。

珠穆朗玛峰自然保护区的初步评价（李渤生 1994）

珠穆朗玛峰自然保护区建于1989年，面积33 910km²，主要特点如下：

(1) 典型性（代表性）：珠穆朗玛峰自然保护区地处古北界生物地理区南部，北部地区为高寒灌丛草原生态系统，南部为半湿润山地森林生态系统。

(2) 稀有性：保护区内有国家一级保护动物雪豹、藏野驴、长尾叶猴、熊猴、喜马拉雅塔尔羊、金钱豹、红胸角雉、棕尾虹雉、黑鹇、黑颈鹤、玉带海雕等；有二级保护动物22种，有国家公布的第一批重点保护植物11种。长尾叶猴、熊猴、喜马拉雅塔尔羊为喜马拉雅特有种。

(3) 脆弱性：喜马拉雅山南部半湿润山地森林生态系统、北部高寒灌丛草原生态系统，都是异常脆弱的生态系统，具有明显的垂直分带现象，有常绿阔叶林、针阔叶混交林、灌丛草甸、冰缘、冰雪等生态系统类型，每一种垂直带的宽度多则千余米，少则数百米，对外界环境的变化异常敏感，人类破坏以后根本无法恢复。

(4) 多样性：保护区由喜马拉雅山地和高原宽谷湖盆两大地貌组成。受地势差异的影响形成垂直生态系统系列及许多隐域性生态系统（沙地、沼泽、湖泊）。在此生态系统内生存着高等植物2 348种，地衣及真菌308种，哺乳动物53种，鸟类206种，两栖类8种及爬行类6种。

(5) 面积大小：保护区面积33 910km²，核心区10 324km²。本保护区的面积已远远超过维持其各重点保护对象所需的最小面积。

(6) 自然性：保护区地广人稀，全区仅6.7万人，核心区固定居民不足2%，28%分布于科学实验区。加之当地藏族采用传统的生产方式，人类生产活动对自然影响很小。

(7) 感染力：珠穆朗玛峰以世界之最的高度为世人所瞩目，雪豹以其矫健与美丽而备受世界动物学家的青睐，定日—聂拉木地质剖面揭示了特提斯古海5亿年的演变历史，古堡残墙记录着18世纪以来的人类活动历史。

(8) 科研潜力：生物和生态科学方面，珠穆朗玛峰自然保护区是研究山地森林、草原生态系统结构、功能和演化规律的理想基地；对研究世界高山生物起源及生物群落起源、生物对极端环境的适应及山地隆升对生物物种分化等重大生物学课题有重要意义。在地质科学、地理科学、环境科学及社会科学研究上都具有十分引人瞩目的意义。

在保护区的评价中，教育价值是与所开展的活动有关的，人类的威胁则与保护区管理关系密切，这是中国保护区与管理有关的主要问题。保护区面临的人类侵扰压力，一方面是指自然保护区机构实体本身的压力，主要指土地利用的竞争压力；另一方面指对保护区内保护对象的侵扰，如对林木资源的砍伐，对野生动物的猎捕，对保护区水资源的污染，保护区内开发活动对环境的影响等。

保护对象的生存威胁除人类的威胁以外，也有保护对象自身的因素，这常常表现为生态系统和物种的脆弱性方面，这是自然的属性。脆弱性的标准是复杂的，它反映了生物群落和

物种对环境改变的敏感程度。脆弱的种群表现为生存力弱、繁衍能力差、对环境变化的适应性低，极易遭受威胁甚至灭绝。脆弱的生态系统在遭受破坏后难以恢复，需要及时保护和特殊管理。

自然保护区的有效管理应该从管理条件、措施、科研基础与成效等 4 个方面评价，薛达元等（1994）对这些指标进行了量化，提出了综合评判体系。其主要内容如下：

（1）管理条件：包括自然保护区管理机构的设置与人员配备、基础设施的建设水平与经费来源等。管理机构是保护区的指挥中枢，对内组织领导保护区职工和保护区内居民的日常管理、生产和生活，对外协调地方政府和上级主管部门对保护区的支持，并处理保护区与周围群众的关系。健全的管理机构必须分设若干职能部门，并配备一定数量的、训练有素的行政管理人员和技术人员，这是维持保护区正常管理和实现保护区管理目标与发展规划的根本保证。同时也应该包括基础设施，如办公设施、生活设施、保护设施和科研设施等。自然保护区必须有稳定的经费来源和充足的经费数额，以保证正常管理工作的开展和管理计划的实施。

（2）管理措施：实施保护区有效管理需要一套切实可行的管理措施，而管理措施的评价内容包括管理目标的确定与发展规划的编制、管理计划的制定和管理法规的建设这 3 个方面。实际上保护区的管理目标的制定是最重要的，即确立要保护的主要对象与发展规划、实现目标的手段和实现的时间。可通过立法，使保护区的土地面积、工作职能和保护责任以及管理手段等得到明确规定，从而使保护区的建设与管理工作规范化、正常化和法律化。

（3）科研基础：科学研究是保护区实施有效管理的基础，坚实的科研基础是制定保护区管理目标、发展计划和管理计划的依据。评价保护区科研基础主要是进行保护区的资源本底调查如地质、地貌、土壤、气候、水文的调查，动植物区系与分布及保护区及其周围的经济社会资料调查，在此基础上进行专题研究。而稳定的训练有素的科研人才是科学研究的基础。

（4）管理成效：保护区内资源和主要的保护对象的状况是保护区管理成功与否的标志，保护区的经营能力可衡量其经济活力和自养水平，保护区的一切管理活动和发展前景都依赖于其经济实力。日常的管理包括保护区的宣传教育、火灾、污染、病虫害的防治、职工的生活、教育等。保护区与当地居民的和睦相处以及相互支持是维持保护区稳定发展的重要条件，是保护区管理评价的重要方面。

自然保护区是具有多种功能的自然—社会—经济实体，具有多种效益。除经济利益外，保护区有多种直接或间接的社会和生态效益。通过对保护区各种价值的评估，对它们进行量化，变为可比的市场价格并用货币表示，可对保护区潜在的社会和经济作用作出全面的评价。

第 12 章　物种的迁地保护

自然选择择优汰劣，能保持野生状态下物种的活力。将物种作为生物圈中的一个有生存力的物种保护是最有效的保护。事实上，尽管人们付出了极大的努力，但在全球变化的大背景下，许多物种仍丧失了在野生环境中生存的能力。近 3 000 种鸟类和兽类只有在迁地保护下才能生存。就地保护（On site conservation）和迁地保护（Off site conservation）是物种保护的两种形式。就地保护指在原来生境中对濒危动植物实施保护。迁地保护指将濒危动植物迁移到人工环境中或易地实施保护。随着人口的增长，野生生物的生存空间日益缩小，越来越多的野生生物将需要人类的协助才能生存。西方曾有人预言，未来的野生生物将在人类的集约管理下生存。且不论这一预言是否正确，但是，那种状态可能代表自然保护的一种极端形式，而在自然环境中保存物种的进化潜力，则是自然保护的另一种极端形式。未来的自然保护将居于这两种极端形式之间，即采取迁地保护和就地保护相结合的形式。本章将探讨濒危野生物种迁地保护的意义、实施原则，人工繁育个体的行为发育机制，迁地种群的种群管理和放归自然，并介绍自然保护联盟在全球迁地保护方面的协调行动计划。

12.1　迁地保护的意义和原则

迁地保护是为了增加濒危物种的种群数量，而不是用人工种群取代野生种群。当迁地种群数量增加时，通过不断地释放迁地种群的繁育后代补充野生种群，能增加野生种群的遗传多样性。迁地保护中，采用调整遗传和种群结构、疾病防治和营养管理等方面措施，能减弱那些随机因素对小种群的影响，并通过人工管理迁地种群使其有效种群达到最大。

12.1.1　迁地保护的意义

在野生状态下的物种即将灭绝时，迁地保护无疑提供了最后一套保护方案。例如普氏野马（*Equus przewalski*）、麋鹿（*Elaphuras dividianus*）、阿拉伯大羚羊（*Oryx leucoryx*）、黑足鼬（*Mastela nigripes*）和加州秃鹫等物种的保护即是成功的例子。目前，许多物种只有在维持野生种群的同时维持一个人工保护的迁地种群，才能保证物种不会灭绝。

迁地保护种群具有如下作用：①在生物学和社会生物学基础研究中作为野生个体的代用材料；②取得管理野生种群的经验；③作补充野生种群的后备基因库；④为那些野外生境不复存在的物种提供最后的生存机会；⑤为在新的生境中创建新的生物群落提供种源。

迁地保护也遇到了非议，如有人怀疑人工繁育个体能否成功地在野外生存、繁衍，也有人推测野放的人工繁育个体会扰乱野生种群的繁殖。

人工繁育个体野放需要大量的资金和人力，加州秃鹫、游隼（*Falco peregrinus*）和黑足

本章作者：蒋志刚

鼬的捕获、饲养、繁育、观察和野放过程均历时多年，耗费了数以百万计的美元。当动物寿命长时，许多年后才能知晓野放结果。

黑足鼬人工繁育和野放

黑足鼬，重600～1 400克，是艾虎（*M. evevsmanni*）的近缘种，曾分布于从加拿大的萨斯喀彻温省到美国的得克萨斯州的广大地区。黑尾草原犬鼠（*Cynomys ludouicianus*）是黑足鼬的主要食物，占其日捕食量的90%以上。本世纪以来，黑足鼬分布区被开垦为牧区，牧民在牧区灭鼠，降低了草原犬鼠的密度。本世纪初，鼠疫传入北美，大批草原犬鼠染病死亡（Barnes，1982）。本世纪40年代，黑足鼬的大部分生境破碎成孤岛，由于地理隔离，黑足鼬种群自然灭绝后无法依靠邻近分布区的黑足鼬的扩散来建立新的种群。

1967年，黑足鼬被美国列为受威胁物种，1973年被列为濒危物种。1974年，美国野生动物与渔业管理局建立了恢复黑足鼬种群的工作班子，1972～1974年在马里兰Patuxent野生动物研究中心进行了最初的人工繁育黑足鼬试验。从野外捕获的个体在研究中心产下了两窝幼仔，可是不久野生个体与幼仔都死了，但证明了黑足鼬是能够人工饲养繁殖的。1978年，美国野生动物与渔业管理局批准了挽救黑足鼬计划，其目标是在原来有黑足鼬分布的各州中至少建立一个黑足鼬的可生存种群。

1984年，怀俄明州野生动物局与渔业局组成了由州和联邦野生动物与土地管理方面的专家、主要土地所有人和国家野生动物基金会代表组成的黑足鼬咨询组。1984年秋，黑足鼬的数量仍在下降。怀俄明州Meeteetse地区分布着最后一群黑足鼬野生种群，仅128只。1985年，发现Meeteetse地区的草原犬鼠感染了鼠疫，造成草原犬鼠大批死亡，危及最后一群黑足鼬的生存。于是，有关当局不得不控制疫情的发展。因跳蚤是主要传染媒介，故防疫人员用甲酚皂溶液对8万个草原犬鼠洞穴进行了灭蚤。

1985年黑足鼬的数量持续下降，从野外捕获的6只黑足鼬中有两只感染了犬温热，由于未隔离感染个体，结果6只人工饲养的黑足鼬全都死了，不得不又从野外捕捉了6只黑足鼬。1986年，野外的黑足鼬只有12只逃脱了犬温热。这时，美国野生动物与渔业管理局制定了一项黑足鼬迁地保护计划，决定将所有的野生黑足鼬转移至室内。这项保护计划的目标是：50年后的黑足鼬种群仍保存90%原有的遗传多样性。在1988年经过修改的计划要求，到2010年，在野外不同地点建立至少10个黑足鼬种群，每个种群数量不少于30只，使黑足鼬的总数目达到15 000只。

从1985年开始，IUCN人工繁育专家组（CBSG）应邀参加了黑足鼬保护项目。繁育专家们的意见对黑足鼬的保护起了重要作用。为了提高黑足鼬的受精率，专家们应用了电刺激采精、人工授精、人工调控雌性生殖周期、精子定性和胚胎保存等繁殖技术。同时还研究了黑足鼬的食性、行为生态、防疫、疾病以及培养人工饲养黑足鼬野放时的生存技能等。中国科学家在中国黑龙江省同时开展了黑足鼬的近缘种——艾虎的生态研究。这些研究成功地促进了黑足鼬的人工繁育和野放，并为其他物种的迁地保护提供了经验。

从1988年起，黑足鼬在人工饲养下顺利繁殖。于是，将黑足鼬放归自然被提到议事日程上来。野放首先面临的问题是，黑足鼬应放归何处？在美国，土地是私有

的，许多土地主人害怕一旦在自己的土地上放养了濒危动物，政府日后将会限制和干涉土地主人对土地的利用，牧场主则不喜欢在牧场上有草原犬鼠。使牧场主懂得黑足鼬、草原犬鼠和牲畜能够共同生活在牧场草地上成了一件难办的事。怀俄明州的牧场主相对开明些，于是，怀俄明州的Shirley 盆地成了首批野放黑足鼬的栖息地。

为了使黑足鼬野放成功，1990 年，美国野生动物与渔业管理局和怀俄明州的野生动物和渔业局邀请熟悉鼬类或其他动物野放的专家，召开了黑足鼬野放研讨会，形成了一份黑足鼬野放计划书。1991 年在野外首批释放了 49 只人工繁育的黑足鼬。野放时，4～5月龄的黑足鼬被装在小铁丝笼中，在野放地饲养观察了 10 天，以让其适应野生环境。黑足鼬野放后，仍在铁笼里放置食物，让黑足鼬回铁笼取食。直到这些黑足鼬不再回来为止。然后，利用无线电示踪颈圈追踪野放的黑足鼬。

1992 年春天进行了调查，发现野放的黑足鼬的过冬成活率至少为 12%，到 1992 年夏季发现野放黑足鼬至少还有 4 只存活，并繁殖了两窝。1992 年秋季，又在野外释放了 90 只黑足鼬，其中一些个体是在有黑足鼬洞穴的围栏中饲养的。在围栏中饲养的黑足鼬较室内饲养的存活率高，在野外的迁移距离较短（Biggins，Godbey 1993）。黑足鼬的迁地保护是成功的（Primack 1993）。

12.1.2 实施迁地保护的原则

在什么样的情形下应当对濒危物种实施迁地保护呢？一般来说，当物种原有生境破碎成斑块状，或者原有生境不复存在；或者当物种的数目下降到极低的水平，个体难以找到配偶时；或者当物种的生存条件突然变化，如 80 年代中期四川大熊猫生境中竹子大面积开花枯死，大熊猫找不到足够食物而面临生存危机。在上述 3 种情况下，迁地保护成为保存物种的重要手段。利用现代科学技术作为辅助手段，人们在有限的空间内创造濒危动物植物生存的必要条件。通过保证其食物供应，治疗受伤、生病个体，采取节育或人工授精，淘汰某一年龄段个体等措施人工管理种群，使迁地保护种群处于最佳年龄结构。当迁地保护的种群数量上升到一定量时，对人工驯养个体进行野化训练，在适宜的生境中将其放归自然。建立自然状态下可生存种群是迁地保护的最终目标。

IUCN 建议：当一个濒危物种的野生种群数量低于 1 000 只时，应当将人工繁育、迁地保护作为保护该物种的一项措施。经过科学论证后，在可靠的前提下，必要时交流人工繁育个体和野生个体。目前迁地保护手段常常是等到物种的数量极低、濒临灭绝时才应用，如黑足鼬的迁地保护。事实上，有些物种仍有许多个体，但已经面临着生存危机，对这些物种也应当考虑实施迁地保护。

迁地保护需要场地和设施。在经费充足时，可以根据濒危物种的特殊需要在靠近濒危物种分布区的地方设计、建造新的迁地保护设施。但是，建立新设施需付出人力、物力，目前中国需要保护的濒危物种很多，因此，有必要寻找其他迁地保护设施。

对野生动物的强化管理依赖于个体标识与数据管理。当野生种群较小时，标志个体是完全可能的，例如对虎的标识（Smith 等 1986）。对迁地保护种群的分析和管理必须有详尽的种群个体数据才能完成。因此，迁地保护种群个体的有关数据，如出生日期、出生重、耳号、产仔数目、死亡日期以及死亡原因等必须记录在案，可能时，对于人工繁育个体野放后的有关数据也应尽可能记录存档。

12.2　迁地保护与小种群问题

12.2.1　确定迁地保护之最小种群

物种保护的目的是让种群的遗传变异达到一个平衡点，使物种同时具有生存力和继续进化的潜力。如果一个濒危物种的遗传变异和损失不可能取得这一个平衡点，那么需要考察什么样的遗传变异需要保存，多少遗传变异需要保存，需要保存多长时间等。通常保存较稀少的遗传基因位点及较多的遗传变异需要较大的迁地种群。濒危物种的遗传学和种群生物学特征决定了迁地保护种群的大小。有些种群需要在很长的时间内维持一个较大的种群，而另一些种群可能仅需要一个较小的核心种群即能达到保护目的。

迁地保护中常常遇到小种群的管理问题，无论是野外还是人工饲养下，都必须按照遗传学和种群生物学规律进行管理，才能使迁地种群长时间生存。一个封闭小种群在繁育中，群体水平和个体水平的遗传多样性会逐代下降。群体的遗传杂合性提供了适应环境变化的潜力，近交导致个体的遗传杂合性下降，产生近交衰退，表现为存活率和繁殖力下降（Ballou，Ralls　1982）。

在家畜中曾进行了近交衰退的经典试验。Wright 分析了波兰—中国猪群高度近交（兄妹交）对子代存活率和繁殖性状的影响。在近交子一代中，每窝仔数下降了 1.2 只，在近交子二代中，每窝仔数比一般群下降了 2.89 只，子二代的 70 日龄存活率比一般群正常值下降了一半。由于近交后代的适合度的急剧下降，试验仅进行了两代便停止了。试验中发现，子代中的雄性比例上升。这是因为 X 染色体总是半合子状态，近交试验中雌性个体 X 染色体愈来愈纯合，隐性有害基因的表现增多，造成雌性的生存力下降，于是，群体中存活的雄性个体比例上升。

迁地种群的最小可生存种群的确定关系到迁地保护的资金投入和可行性，以及种群和环境的随机性，并且还与种群的下列生物学特征有关（Soule　1987）：①迁地种群的存活率、繁殖率以及世代间隔；②有效种群大小；③种群的破碎程度；④奠基者效应；⑤种群结构的变化速率；⑥作用于种群是遗传漂变、选择，还是突变？种群间迁徙是否减轻了遗传漂变的作用？

据报道，在家养动物中，每个世代种群允许损失的杂合子频率为 0.1%～1%（Franklin　1980），据此推算出保种时最小可生存种群为 50 个个体。当存在着自然选择时，最小可生存种群大小则从 500 到 1 000 000 不等，与选择的强度有关（Lande，Barrow Clough　1987）。Soule（1987）指出，并不存在一个对所有物种都适用的最小可生存种群，甚至对于一个特定的种群来说，在某一特定环境之中或某一特定时刻，最小可生存种群都可能不一样。一旦确定了最小可生存种群，则物种存活计划的目标是使种群在大于或等于最小生存种群的数量上达到结构稳定。

麋鹿在野外灭绝后，仅剩下当时人工饲养于英国乌邦寺的 18 头麋鹿种群，明显低于 50 头这样一条最小有效种群大小标准。由于麋鹿的后宫式交配制度，其有效种群甚至小于 18 头。但今天麋鹿已经在世界上 20 多个国家繁衍。由英国引入我国的两小群麋鹿也建立了繁殖群体。

麋鹿的保护实例

麋鹿起源于第四纪更新世，约 250 万年前。它曾分布于东经 110°以东、北纬 45°以南的广大地区。我国东南部、南至海南岛及东至朝鲜和日本都发现过麋鹿的化石和亚化石。上世纪中，野生麋鹿种群在我国东南地区灭绝（曹克清等 1989）。我国历代皇家猎苑都圈养过麋鹿。1869 年以后，麋鹿被引入欧洲，而我国北京南海子麋鹿群则毁于 1900 年第二次鸦片战争之中。

19 世纪末，英国 11 世 Bedford 公爵从欧洲各地动物园收购了 18 头麋鹿放养在乌邦寺庄园。麋鹿在乌邦寺顺利繁殖，并被引种到世界上 24 个国家繁殖开来，数量达 2 000 多头。我国于 1985 年和 1987 年分别将麋鹿引入到北京南海子和江苏大丰。目前，两地的麋鹿都生长良好，已形成了繁殖群体。1996 年初，江苏大丰麋鹿保护区有麋鹿 180 多头，北京南海子麋鹿生态研究中心养有麋鹿 120 多头。1993 年从北京南海子引种到湖北长江岸边的天鹅洲保护区的麋鹿，现已形成 70 多头的麋鹿繁殖群体。

从麋鹿的保护实例看，由种群遗传变异程度导出的最小可生存种群可能并不是保证濒危物种存活的必要条件。为什么麋鹿能从一个小群体繁衍至在世界各地建立可生存种群？从遗传多样性确定物种保护时的最小可生存种群是否合理？麋鹿的保护过程对生物多样性保护的启迪是什么？

如果迁地种群非常小，那么种群数量的随机波动带来的问题可能较遗传杂合性下降更为严重（Goodman 1987）。这些随机因素包括疾病感染、自然灾害、捕食者或竞争者大量爆发、迁地种群产生的后代都是同一性别等。这些因素可能导致整群迁地野生生物的灭绝。

Ballou 和 Oakleaf（1989）利用确定模型模拟了黑足鼬迁地种群的潜在增长率、世代间隔、年龄结构和繁殖率。模型模拟了悲观的、现实的和乐观的种群增长趋势。悲观的种群增长表示黑足鼬在迁地环境能成功繁殖，但种群增长速率低于繁殖潜力；现实的种群增长代表在现实的种群增长速率和存活率下种群的增长；乐观的种群增长指种群增长速率较现实高。模型利用了野外观测数据，并借用了其他鼬科动物的数据，黑足鼬的寿命定为 10 年。从第 5 年开始，黑足鼬存活概率直线下降。表 12-1 和表 12-2 分别为黑足鼬迁地种群模型参数和模拟结果及其迁地种群大小与遗传杂合性的保存。

表 12-1 黑足鼬迁地种群模型参数和模拟结果

变 量	悲观模型	现实模型	乐观模型
模型参数：			
每窝产仔数（只）	5	5	5
断奶前存活率（%）	68	68	68
每窝断奶仔数（只）	3.4	3.4	3.4
断奶到周岁龄存活率（%）	80	9.5	9.5
周岁龄存活率（%）	54	65	65
周龄个体繁殖率（%）	0	50	80
2～5 岁龄个体繁殖率（%）	50	80	80
模拟结果：			
世代间隔（年）	2.0	2.5	2.4
年均增长率（%）	128	202	230
繁殖个体/总个数（%）	23	49	60

注：引自 Ballou 和 Oakleaf（1989）。

表 12-2　黑足鼬迁地种群大小与遗传杂合性的保存

模　型	保存遗传杂合性					
	Ne/N	70%	75%	80%	85%	90%
悲观模型	0.2	940	1 440	2 878	64 937	—
	0.3	535	762	1 236	3 145	—
	0.4	381	514	853	1 638	—
	0.5	290	391	584	1 104	7 565
	0.6	235	317	463	856	3 665
	0.7	199	265	385	763	2 450
	0.8	172	228	330	566	1 909
	0.9	152	200	288	486	1 452
	1.0	137	179	255	427	1 206
现实模型	0.2	717	968	1 436	2 619	11 027
	0.3	466	605	881	1 491	4 392
	0.4	339	449	628	1 043	2 824
	0.5	271	352	492	817	2 052
	0.6	224	292	417	763	1 607
	0.7	189	251	352	665	1 332
	0.8	166	216	303	483	1 125
	0.9	148	193	271	433	986
	1.0	132	172	242	387	865
乐观模型	0.2	676	888	1 268	2 040	5 125
	0.3	455	584	817	1 322	3 037
	0.4	332	427	597	966	2 172
	0.5	264	339	474	767	1 690
	0.6	218	287	393	622	1 407
	0.7	139	243	339	537	1 190
	0.8	121	214	293	464	1 028
	0.9	108	108	264	406	907
	1.0	97	97	233	369	800

注：引自 Ballou 和 Oakleaf（1989）。

从种群模型得出的结果可用于估计潜在的有效种群大小。但有效种群数大小还与繁殖个体的性比、繁殖群大小、窝仔数方差有关，如性比为 1，繁殖群大且窝仔数变异小时，则有效种群大。根据模拟结果可以估计迁地种群的有效种群大小范围。当繁殖性比为 1 时，窝仔数变异近似泊松分布，有效种群即繁殖种群。从表 12-2 得出迁地种群的 Ne/N 为 0.2～0.6 时，保存 85%的遗传多样性需要较大的群体，事实上，许多迁地种群的 Ne/N 在 0.3～0.6 之间。在管理初期，可以通过安排配种日期来减少性比和窝仔数对有效种群的影响。

表 12-2 给出了 200 年后要保存的种群遗传杂合性与需要的种群大小。当 Ne/N 为 0.5 时，在现实模型中至少需要 2 000 只个体才能保存 90%的遗传杂合性；在现实的种群增长模型中，保存 75%～80%的遗传杂合性需要 500 只黑足鼬，而维持 500 只黑足鼬的种群能在 50 年内保存 50%的遗传杂合性。一旦迁地种群达到稳定年龄结构，每年只需补充 40 只繁殖个体。迁地种群中多余的个体可以野放。结果表明，黑足鼬迁地种群的管理是成功的。

12.2.2 奠基者及遗传贡献

迁地种群在人工管理下的寿命较野生个体长，因为人工管理消除了疾病、营养不良、捕食、自然灾害对迁地个体的影响。迁地个体能繁殖较多的后代，并且这些后代的生存概率较高，一般也能繁殖许多后代。于是，在迁地种群中基因重组配对的机会较多，这样一来增加了奠基者效应，二来降低了基因型选择强度。与野生种群相比较，迁地种群有较高的增殖潜能和较长的世代间隔。

理论上为了使遗传漂变降低到最低程度，每一个奠基者都应当在迁地种群的每一个世代中贡献相同数量的基因。但是，由于个体的繁殖成功率不同，这一目标从未实现过。经过几个世代后，有些奠基者的基因频率上升了，另一些奠基者的基因频率则下降了。迁地种群中仍保存的奠基者基因频率的 fe 表示如下：

$$fe=1/\sum_{Nf}(p_i)^2 \qquad 12.1$$

式中：Nf 为奠基者数量，p_i 为奠基者 i 对迁地种群的遗传贡献。

一些迁地种群中存在着遗传漂变，迁地种群仍保存的奠基者基因是所有仍保存的奠基者基因之和。如北美和欧洲动物园中的獾加狓群体最初是由野外捕捉的 30 只个体组成，现在獾加狓动物园群体的奠基者染色体组等价物仅剩 11.8 只，18.2 只奠基者遗传变异已经丧失。

利用亲缘系数（kinship coefficients）可以计算迁地种群中遗传重要性高的个体（Ebenehard　1995)。亲缘系数 fij，指 ij 两个个体中随机抽取的等位基因是来自同一祖先的概率。一个个体活着的亲戚少，则说明其亲缘系数低。个体 i 平均亲缘系数 mki 为：

$$mki=\left(\sum_{\substack{i=1,N\\j=1,N-1}} fij\right)/N$$

平均亲缘系数没有考虑迁地种群的年龄结构。迁地种群中有些个体可能已经过了繁殖年龄，而另一些个体可能还没有性成熟。将迁地种群中的某一年龄段 x 的繁殖价 Vxj 对其亲缘系数进行加权平均，可以得到亲缘价（kinship value）Kv：

$$Kv=\left(\sum_{Nf} fij\,Vxj\right)/\sum_{Nf} Vxj \qquad 12.2$$

如果个体的亲缘价低，则表明个体的大多数近亲已经过了繁殖期，个体的遗传价值高。否则，个体的遗传价值低。

对迁地种群进行遗传管理的主要措施有：①在繁育配对时，尽可能将无亲缘或亲缘关系较疏的个体配对；②让每一对繁殖个体产生数目大致相当的后代；③保持繁殖群的相同性比。

12.3 迁地保护环境中的行为发育机制

动物作为一类高等生物，具有复杂精细的行为发育模式，需要社会交际空间。在以往的

迁地保护中仅注意了物种的营养需要、疾病防治等方面，却没有营造利于迁地个体的行为发育的环境。例如，在美国 Broxx 动物园，水鸟在鸟笼中展出半个世纪，它们连一枚鸟卵都没有产，当管理人员提供了一系列模拟生境后，这些水鸟开始繁殖了。如果将雌猎豹（*Acinonyx jubafus*）与雄猎豹在非发情期隔离开，仅在发情期让这些雌猎豹接触雄猎豹，则其受孕率高得多（Manton　1976）。

迁地种群生活在封闭、面积较小的人造环境中，通常缺乏植被和地形条件给个体提供隐蔽条件，动物被囚禁在铁丝围栏，甚至大小不等的铁丝笼中，并不时有饲养管理人员打扰其正常活动。在这种环境中长大的动物一般产生了行动障碍：即个体不能正常繁殖；迁地环境中长大的个体形成了不正常的印痕；由于缺乏亲代哺育和群体交流环境，发生了不正常行为；缺乏野外生存所必需的觅食、逃避天敌的行为技巧等。这一系列行为学问题关系到迁地保护的成败。然而，在迁地保护的初期我们常常忽视了这个问题，直到开始野放时，才注意到人工繁育个体行为方面的障碍。

12.3.1　迁地保护环境

大灵猫（*Viverra zibetha*）是我国热带、亚热带分布的中型猫科动物，其阴部有香腺，分泌灵猫香膏。大灵猫将香膏涂在活动地区的草茎、树干和岩石上，以标志活动范围和识别个体。灵猫香是世界上 20 种最重要的香料之一。为持续利用灵猫资源，中国科学院昆明动物所曾进行了大灵猫驯养试验。

在人工驯养环境中，大灵猫经常处于恐惧状态，即使是饲养人员在做给食、清扫笼舍等经常性的工作时，大灵猫也显得惊恐不安，在铁丝笼舍中狂奔乱撞，企图从笼中逃走，这些行为往往造成身体受伤。每次受惊后，大灵猫食量锐减。由于长期处于紧张恐惧之中，人工饲养的大灵猫普遍不能生育。剖检舍饲状态下死亡的个体，发现雌性大灵猫的生殖器官发育差，子宫、卵巢萎缩。人工注射孕酮、孕马血清诱导舍饲大灵猫排卵，并进行人工授精试验，成功率不高。个别大灵猫即使受孕，胚胎在妊娠早期也被吸收或者流产。一些野外自然受孕的大灵猫在人工舍饲环境中产下幼仔后，母灵猫会吃掉幼仔。研究人员曾观察了 8 例人工饲养大灵猫产仔情况，除一例人为隔离母子外，其余仔猫半个月内全部被母猫吃掉。

野外大灵猫栖息于远离居民点的茂密灌丛、草丛以及大树洞之中，它们在洞穴和树洞中产仔。除觅食外，大灵猫一般不在隐蔽条件差的农耕地活动。大灵猫的野外行为规律说明大灵猫需要隐蔽环境。于是，研究人员为大灵猫开辟了一片面积为 900m²、模拟野外环境的灵猫园，园内有乔木、灌丛和草丛，并挖掘了一些大灵猫栖息的洞穴。在这种半自然环境中，大灵猫表现出正常行为，食量增加，生长正常。在交配季节，半数以上大灵猫进行了自然交配。园中自然交配的大灵猫产下了后代后仍存在吃仔现象，而笼养时大灵猫则完全不能正常交配（陈厦山，陈云鹤　1990）。

这个例子说明，为迁地种群提供类似其野外生境的环境能减少环境胁迫，使个体表现正常行为。在规划迁地保护时，应将设计模拟野外环境之迁地保护场所的问题放在重要位置。

12.3.2　印痕

刚出生的个体在行为上容易受密切接触的另一个体的影响，产生追随、模仿这一个体的行为，这一行为模式称为印痕（lmprinting）。印痕是一种特殊的学习行为，仅在生命早期的某一特定阶段发生，一经形成，将保持相当长的时间，甚至终生不变，并可能影响个体成年

后对配偶的选择。有人曾用纸箱使小公鸡形成印痕，这些小公鸡长大后，试图爬跨纸箱进行交配。诺贝尔奖金获得者劳伦兹发现，在鸟类中只需与初生个体进行 30 分钟的接触，幼鸟即形成印痕，而后，这些幼鸟将追随使其形成印痕的个体。许多原来认为是遗传的行为，实验证明，是个体早期经验的印痕。

由于印痕对动物行为发育的影响，因此在人工繁育珍稀濒危动物时，保持初生个体的母仔接触和自然哺乳显得特别重要。当母兽死亡，或者由于其他原因使母兽不能哺乳而进行人工哺育时，应注意个体的印痕问题。美国科学家曾发现人工哺育的加州秃鹫不能从它们的野生同类中学习行为。因为，人工哺育时使加州秃鹫对饲养人员产生了印痕。于是，此后饲养人员在哺育加州秃鹫时利用模型秃鹫进行补食，使幼鹫看不见饲养人员，以期幼鹫形成正常印痕。

另一方面，利用印痕，科学家们也培养了许多驯服（tame）的野生动物，使之成为科学研究的对象。成年雄性美洲马鹿体重可达 360kg，雄性驼鹿体重可达 400kg 以上，这些动物在人工饲养环境中容易受惊，不易接近。为了进行美洲马鹿的行为观察和代谢实验，我们将美洲马鹿和驼鹿的初生仔鹿与母鹿隔离，用牛奶进行人工哺育（Jiang，Hudson　1992）。由于这些动物从小由人哺育，形成了印痕，不再害怕接近研究人员。这些人工哺育的个体成为研究野生物种迁地保护状况的对象。这些个体甚至能安静地呆在 1.5m×1.5m×3m 的代谢柜中，使研究人员能测定其静息代谢量。

12.3.3　亲代哺育

灵长类动物哺育幼仔期长，亲代哺育对子代的行为发育有着特殊意义。灵长类幼仔出生后很少呆在巢中，大多数种类母仔一起活动。小猴有适应攀援的手，能紧紧抓住母亲的长毛四下游荡。大猩猩产仔后，在长达 5 年的时间内不会受孕，带仔大猩猩将大部分时间用于哺乳幼仔。幼猩猩与母亲紧密相伴，学会了一些终生受益、生存必需的行为。行为学家 Harlow（Barrett　1986）研究了猕猴的亲代哺育后，证明了初生猕猴母子接触的重要意义。靠机器替代母亲喂大的小猕猴，在受到恐吓后仍会紧紧依偎在机器母亲的身旁。长大以后，这种机器喂养的猕猴性情孤僻，常蜷缩在铁笼的一角，遇到新环境时表现出怯畏和退缩。当机器哺乳的猕猴长大后，它们往往不能交配。它们其中的雄猴不能成功地爬跨雌猴，而雌猴则拒绝与任何雄猴交配。若设法让这种雌猴受孕，则它们产下幼仔后常常遗弃幼仔，或是粗暴地对待幼仔。幼仔阶段生活在隔离环境中的猕猴、大猩猩等灵长类动物长大后，不能集中注意力，学习能力差，社会交往能力差，对适度刺激表现出不寻常的害怕。尽管这些灵长类动物小时胆小，而长大后却十分粗暴，会攻击个体很大的雄性，粗暴地对待幼兽。这种攻击行为甚至会传代，受过机器母亲哺育雌猴粗暴对待的小雌猴，长大后会虐待它们的亲生后代。

迁地保护濒危物种特别是灵长类动物时，不仅要为动物提供充足的、营养全面的日粮，而且要为迁地保护动物提供母仔正常接触、自然哺乳的环境，保证它们的社会交往空间和行为正常发育的条件。否则，迁地保护种群可能由于行为障碍而不能繁殖，或者由于缺乏行为模板而不能适应野放环境，或者由于繁殖行为、社会行为障碍而不能与野生同种个体交流基因，甚至不能在野外生境中与同类人工繁育个体交流基因，从而导致迁地保护的失败。

12.3.4　生存技能

有些动物具有识别捕食者的本领。一种翠鸟（*Momotus* sp.）以捕食蜥蜴和小蛇为生，它

在觅食时会避开捕食翠鸟的珊瑚蛇，因珊瑚蛇身上有红色、黄色和黑色相间的环带。这种识别技能是先天的（Smith　1977）。然而，许多动物是后天获得识别食物和潜在捕食者的本领的。例如 Ververt 猴的幼猴从母猴的叫声中学习分辨潜在的捕食者。针对 4 种不同捕食者：猎豹、猛雕（*Polemaetus bellicosus*）、蟒和狒狒，母猴会发出不同的叫声，幼猴根据母猴发出的叫声分辨捕食者，逐渐学会发出相似的报警叫声，逃避捕食者（Seyfarth，Cheney　1980）。

因为在人工饲养环境中不存在自然天敌，所以培养个体识别天敌的能力成为迁地保护的一项重要内容。在黑足鼬迁地保护时，研究人员曾用鹰模型等对初生黑足鼬个体进行条件训练，以培养幼鼬识别捕食者的能力。需要强调的是：必须重视研究野生个体的行为生态学。因为只有获得了行为谱，才能对迁地个体的行为进行比较研究。迁地保护的成败有赖于对一个物种的生态习性的全面了解。

12.4　迁地种群的管理

迁地保护首先遇到的问题是如何获得最初的建群个体，其次才是如何管理迁地种群。直至今天，获取初始的建群个体仍靠碰运气、靠机会。许多动物园和研究群体靠收购来建立初始迁地种群，对动物的捕获地点不清楚，对建群个体的年龄只有粗略的估计，更不用说其谱系和遗传组成了。

对奠基者个体应进行全面的健康检查，对感染了内外寄生虫的个体应进行治疗，对感染了传染病的个体应隔离治疗。现在已经具备了查清个体间的亲缘关系的手段，因此在安排配种方案之前，应查明个体基因组成的差异，并通过恰当的繁育方案使奠基者基因均匀地分布于迁地种群的亚群体之中。对迁地保护种群的年龄结构、性比、交配方案进行人工管理是保证迁地种群顺利增长、保存迁地种群遗传多样性的重要保证。

对封闭的一定大小的迁地种群，通过人为安排配种（而不是让繁殖个体自由交配）能增加迁地种群的有效种群，降低近交系数。当条件许可时，应尽可能选择没有亲缘关系的个体作为奠基个体，不选择有近交衰退迹象的个体作为奠基个体。

Senner (1980) 证明，当每个繁殖个体生育相等的后代时，迁地种群的有效种群数量将加倍。而当群体中性别不平衡时，将导致一个性成熟个体没有机会繁殖。另一方面，降低有效种群大小能增加近交概率。

鼬科动物人工繁育相当困难。根据国际物种信息系统（International Species Information System，简称 ISIS）记录，只有人工繁育白鼬（*Mustela erminea*）和黑颈水獭（*Luttra maculicollis*）时，出生率才高于死亡率。黑足鼬从几只个体开始繁育，至今已形成了人工繁育种群和野放种群，这是迁地保护濒危物种的成功事例，对于中国濒危物种的保护有着特殊的意义。

国际物种信息系统（ISIS）

国际物种信息系统建立 22 年来，从一个由 4 个国家中 55 家动物园参加的组织发展到包括全球 6 大洲 54 个国家的数百家动物园的组织。国际物种信息系统靠成员动物园的会费和捐款运转。它提供两项服务：

（1）建立了一个包括 800 种动物种类的 213 000 只活动物以及这些动物的

600 000 只祖先的记录。可以提供某一特定动物、特定种、属或科的数据报告，也可提供每一纲的数据摘要。

(2) 提供数据收集管理程序，现有 460 余家动物园已利用 ARKS 软件包，180 家应用 MedARRS 管理兽记录，260 家应用 SPARKS 作谱系记录和物种管理工具。

从 1994 年 2 月起，ISIS 开始向 400 家已知系谱记录者提供《谱系记录者最新报告》，记录过去一年中登记动物的出生、转移和死亡。现在 ISIS 已在 Internet 网络上登录，提供服务。

12.4.1 繁育方案

管理人员应了解迁地种群每一个体的来源、年龄、谱系，以制定详尽的迁地种群管理方案。通过安排配种方案来建立封闭繁殖种群、交换繁殖个体，甚至通过控制某一育龄段的出生数及淘汰某一年龄段个体来管理迁地种群的遗传和种群结构。

小种群中，种群遗传杂合性会迅速下降，也可能全群毁灭于随机因素的作用。Ballou (1984) 指出：每对奠基者应至少产生 7 对后代，才能保证 95%的奠基者基因传给第二代。

在迁地保护初期，应使迁地种群迅速增加，迅速脱离危险期。黑足鼬繁殖配对时，尽可能保存了迁地种群奠基者的基因位点，没有通过牺牲种群增长来保存奠基者基因。因此，要充分发挥具有优秀繁殖力和表型特征的个体的繁殖潜力，即使这些个体具有潜在有害遗传因子，也应保存其遗传变异或生殖潜力。

经过了关键的初期保种期后，当迁地种群都扩展到 20 对潜在繁殖对时，可通过谱系分析和配对，尽量保存现有的奠基者基因，减少非优化的遗传配对。配对时，优先安排奠基者，然后安排子一代，再次安排子二代，依次类推。

为了降低由于灾害性事件而使整群灭绝的风险，应尽快建立其他繁殖群，并随时搜集迁地种群参数，包括根据谱系材料分析迁地种群的适合度、种群结构及遗传特征。应用分子生物学技术可检测现存种群的遗传变异。图 12-1 是黑足鼬谱系图。

在亚群体配对时，要使奠基者基因均匀分布于各亚群体，然后将各亚群体封闭繁育，形成有遗传基础的亚群体。要设法降低疾病可能造成的危害 (Lacy 1987)。通过种群管理维持一个所需大小的迁地种群，利用遗传模型确保在特定时间内保存一定量的奠基个体遗传变异。这个种群应具有稳定的年龄结构，能不断提供野外个体。随着种群的增长，要不断进行种群结构和遗传分析，根据更新种群参数修正迁地保护计划。

12.4.2 放归自然

人工繁育个体放归自然前应制定野放方案，方案中需考虑野放个体的选择、迁地种群与野生种群交流基因等内容。野放个体必须具有野外生存能力，集群活动的动物常常需要熟悉其生境，从群体中其他个体那里学习觅食技巧及生存技巧。有些动物如狒狒、犀鸟要熟悉季节性食物分布和迁移途径，狒狒和非洲野狗必须学会集体捕食。在圈养环境长大的个体很难获得这些技巧。

人工哺育个体野放后，能否与野生个体形成群体，发生交配，产生后代，是野放成功与否的关键。人工繁育的秃鹫 (*Geronticus calvus*) 因不能随野生个体一道迁徙而导致了野放的失败 (Akcakaya 1990)。因此，迁地种群在野放前必须经过严格的长期训练。

人们在培养迁地个体的社会行为方面进行了许多尝试。如在野放前人们训练大猩猩利用

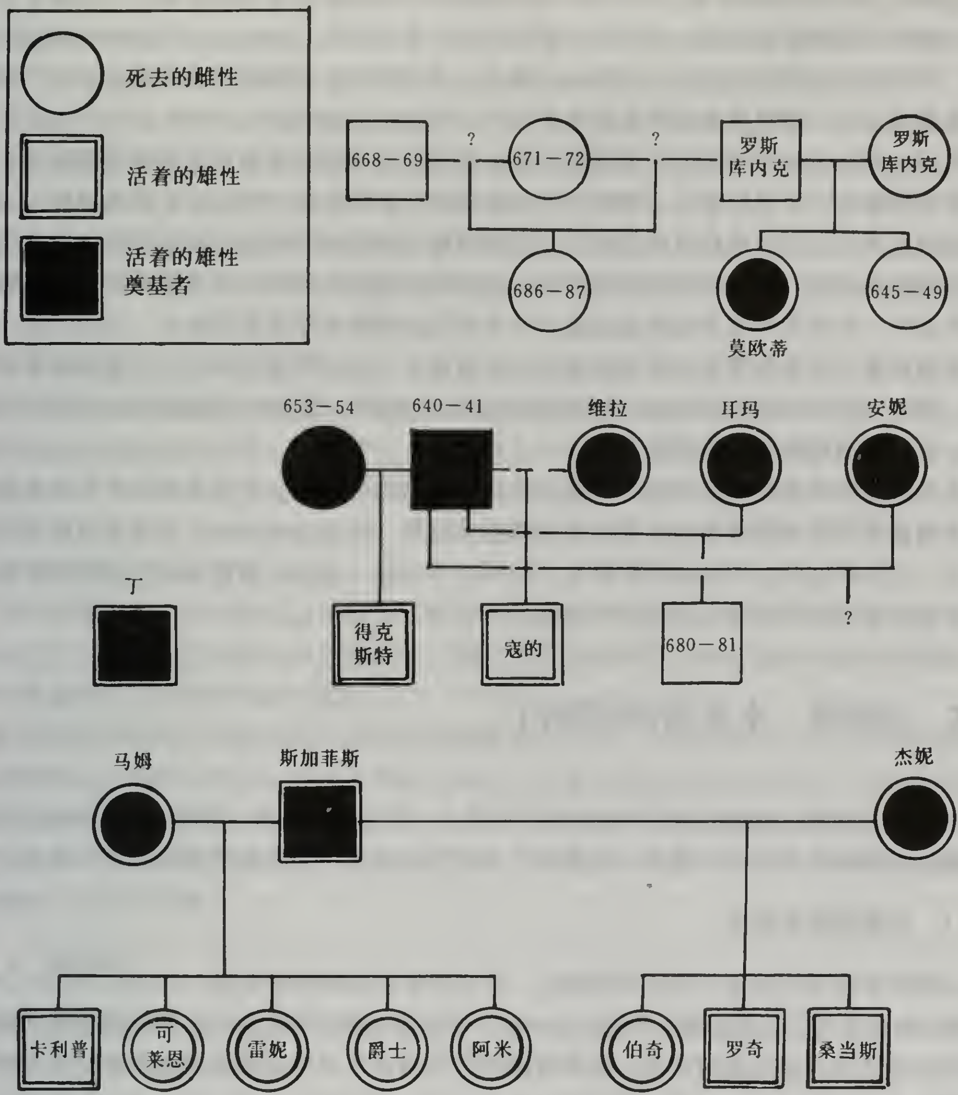


图 12-1　Sybillo 黑足鼬繁育中心 18 只从野外捕获的黑足鼬谱系图

1987 年制定黑足鼬存活计划时仍活着的个体以双圆圈、双方框表示，已经死去的个体以单圆圈或单方框表示。黑足鼬寇的的母亲可能是维拉、耳玛和安妮中的一位

树枝来取食白蚁(Cater　1988)，训练赤狐捕食活的猎物，训练狮面狨打开结构复杂的食物盒，以培养其打开野生果实的能力（Kleiman　1989)。将野生个体引入迁地种群，使其成为人工繁育个体的行为模板。从野外捕获狮面狨释放到人工繁育的群体中，使其成为群体，最终一起释放到大自然（Kleiman　1989)。

放归自然也包括将捕获的野生动物释放到其已经灭绝的生境中，或者新的生境之中。目前世界各国已经对野生动物放归自然开展了许多研究，取得了一些经验和教训。如由于森林砍伐和引入哺乳动物天敌，到 70 年代，毛里求斯隼（*Falco punctatus*）仅剩下两对，成为当时世界上最濒危的猛禽。通过人工孵化及将人工繁育个体释放到其他生境，现在毛里求斯隼的数目增加到 170 只，形成了 4 个种群，有 30 对繁殖个体。又如号鹦鹉（*Strigops*

habroptilus）是世界上体型最大的鹦鹉，它们夜间单独活动，不能飞翔。由于引入捕食性哺乳动物，新西兰的鹦鹉几乎灭绝，直到 70 年代后期才重新发现。为此，人们从野外捕获了 22 只鹦鹉，释放到没有捕食者的 Little Barrier 岛上，几年后，这些鹦鹉仍然活着，但它们没有构筑一只新巢。这一群野放的鹦鹉前途未卜（Morrhouse，Powlesl　1991）。

Griffith 等（1989）曾总结了野放的经验：野放草食动物较野放肉食动物容易成功；重新释放野外捕获的个体比野放人工哺育个体容易成功；在濒危物种的核心分布区释放人工哺育个体要较在其分布区边缘释放容易成功；发现和建立具有经济价值的野生动物种群要较珍稀动物种群容易成功。就鸟类和哺乳类而言，形成可生存野放种群的概率随着野放个体数目的增加而上升，但如果释放个体数目超过 100 只，则这种概率不再上升。

监测野放个体的生存状况是野放后的一项日常工作。在野放初期，由于突然暴露于野生环境，野放个体难以适应，因此必须提供必要的补充食物和避难所，直到野放个体不再回来，这样一个释放过程称为“软释放”。

人工繁育个体的野放成功有利于提高公众的自然保护意识，促进自然保护，创造就业机会。美国圣地亚哥动物园在约旦首都安曼释放大羚羊（*Oryx leucoryx*）为当地居民创造了就业机会，大羚羊也成为约旦的国家象征（Stanley-Price　1983）。狮面狨在巴西成功野放，创造了保护大西洋海岸最后一片森林的契机。

12.5　动物园、水族馆和植物园

动物园、水族馆和植物园都肩负着相似的使命，即展示、保存、繁育动物和植物个体。这些机构既是物种迁地保护的场所，又是对公众进行生物多样性和自然保护教育的基地。

12.5.1　动物园和水族馆

动物园是重要的濒危个体的保育场所。目前全球的动物园饲养着 3 000 种、约 50 万只两栖动物、爬行动物、鸟类和哺乳动物（Conway　1988）。动物园在公共教育及濒危动物迁地保护中的作用已经引起人们的重视，动物园内的有关教育节目也已经成为自然保护教育的有机组成部分。

中国大陆目前有动物园 171 个，饲养着 10 万余只动物，计 600 余种。大熊猫、黑颈鹤、金丝猴、华南虎、扬子鳄、角羚、黑叶猴等珍稀濒危物种已在动物园繁殖成功。1963 年以来，中国各地动物园从国外引进了 100 多种珍稀野生动物，大部分进行了繁殖。建设部与中国动物园协会合作，建立了 4 个大型珍稀濒危动物繁育基地：成都大熊猫繁育研究基地，1987 年开始兴建，第一期工程已经完成，1990 年以来繁育成活大熊猫多胎；广西黑叶猴繁殖研究基地，拥有世界上最大的黑叶猴圈养种群，已经成功繁殖了第 3 代；青海扭角羚繁育研究基地，目前养有扭角羚 9 只；沈阳珍稀鹤类繁育研究基地，在 1989～1990 年间繁殖成活了 37 只丹顶鹤。北京动物园繁殖成活大熊猫 45 只。近几年北京动物园正与各繁育基地协调行动，统筹安排珍稀野生动物的迁地保护（柳建华　1994）。

动物园应当建立珍稀濒危物种的自我维持种群。有些物种当其栖息地被破坏后，动物园的迁地种群可能成为唯一的生存群体，例如加州秃鹫和麋鹿。然而，据 Ralls 和 Ballou（1983）统计，世界各地动物园饲养的 274 种珍稀哺乳动物中，仅 10%有能够自我维持的迁地

种群，而大部分珍稀哺乳动物需要从野外捕捉野生个体，以补充迁地种群。为了缓解这种局面，动物园和有关保护组织正全力以赴研究人工繁育技术，建立能依靠自我繁育而生存的迁地种群，并且在适当的时候将人工繁育的野生动物放归自然，恢复野生种群。

现代生物学技术使大多数脊椎动物能在人工饲养状态下长期繁殖（Seal　1988）。现代动物科学技术已经能提供营养均衡的日粮、麻醉技术、免疫技术、减轻运输和管理过程中胁迫的技术、人工控制光照周期、人工调节发情周期、人工授精、胚胎移植、人工哺乳等一系列技术。另外，为了减少迁地种群中的遗传漂变和近交，已经开始建立全球性的人工饲养野生动物谱系登记中心数据库(ISIS)，一些发达国家的动物园进行了跨园的珍稀野生动物交配。在保护小型动物时，动物园提供了保护和人工繁育、疾病防治的设施。

针对一些野生动物人工饲养条件下不能繁殖的新繁殖技术正在研究之中。有些动物怀孕困难，于是发展了借腹怀胎技术，将珍稀动物的受精卵移入近缘种的子宫，使其妊娠；有些动物不能在迁地环境中哺乳，于是产生了借母哺育技术，当这些动物产下子代后，将子代转移给近缘种哺育。利用这一技术也可加速珍稀动物的繁殖。例如，大多数鸟类如加州秃鹫每年只产一窝卵，如果这一窝卵被取走，交给近缘种孵化，则加州秃鹫会产下第二窝卵。这样做能使加州秃鹫每年的繁殖率提高一倍。

与动物园相似，水族馆也担负着公众教育和迁地保护的双重使命。在世界各地鱼类灭绝也时有发生。现在人们应用水产养殖技术、观赏鱼类养殖技术等来增加珍稀鱼类的繁殖（如非洲大丽鱼等），有关研究相当活跃。

水族馆饲养鲸类方面的经验可以应用到濒危鲸类保护。在水族馆里，人们已经能够利用人工授精和人工哺育来维持一个迁地种群，并将人工繁育豚类放归自然水体，这些经验正在白鳍豚、地中海斑豚的保护中应用（Ames　1991）。大型海洋哺乳动物和鱼类都需要较大的水体才能生存，而水族馆仅能提供中等条件的水体。因此如何在较小的封闭水体中保存濒危水生生物是一个迫切问题。

12.5.2　植物园

植物园的最初使命是搜集、培育珍稀植物，现在全球有 1 500 家植物园，栽培着至少 3.5 万种植物，占世界植物种类的 15%以上（IUCN/WWF　1989），加上温室、私人花园以及其他人工栽培的野生植株，在栽培条件下生存的植物种类达 7 万种以上。仅世界上最大的植物园英国皇家植物园就栽培了 2.5 万种植物，约占世界植物种类的 10%，其中 2 700 种植物是 IUCN 红皮书上的受威胁种类（Reid，Miller　1989）。除了栽培植物，许多国外植物园也保存了相当数量的植物种子。有些植物园专门搜集某一类型的植物。哈佛大学的 Arnold 树木园搜集了大量的温带树木种类；新英格兰野花协会的 Woods 花园中，栽培了数百种多年生温带草本植物。美国加州的松树园中生长着世界上 110 种松树中的 72 种；南非植物园栽培的植物占南非所有植物的 1/4（Raven　1981）。中国科学院西双版纳热带植物园搜集了许多热带植物，建立了热带植物迁地保护基地（见第 18 章）。鼎湖山树木园已经引种栽培了水杉、银杏、金花茶、望天树等国家一级保护植物，并引种栽培了金钱松等国家二级保护植物二十余种（王俊浩　1995）。

植物可以通过有性或无性方式繁殖，因此通常比动物容易繁殖。大多数植物对光照、水分和土壤养分的要求相近，容易满足于温室和花园中的栽培条件。植物能以较高的密度栽培，通常不需要大量的人工照料就能形成自我繁育的可生存种群。许多植物同时具有雌花和雄花，

能自我授粉，也有的植物依赖昆虫和其他动物传粉，人工栽培的野生种有时可以人工授粉。许多生长在荒漠干旱气候和温带气候地区的植物的种子在干燥、阴凉的环境中能进行长期休眠。有些多年生植物，特别是灌木和乔木一旦长大，可以生存数十年甚至上百年。

许多植物园除了活的植物外，还藏有许多腊叶标本。据IUCN/WWF（1989）报道，大约有250个植物园在自己的土地上有自然保护区，每年都有几千万人参观植物园，因此，植物园在植物的迁地保护及公众教育等方面起着重要作用。

保护珍稀濒危植物正成为植物园的一项重要职责。挂靠在美国密苏里植物园的植物保护中心联合协调25家植物园以保护美国的濒危植物。美国有4 000多种植物的生存受到不同程度的威胁，其中有700种左右将可能在5～10年内灭绝。经过努力，现在有相当一部分濒危植物已经栽培在这些植物园内，下一步是将这些濒危植物重新引种到野外生境。

IUCN的植物园保护秘书处（Botanical Garden Conservation Secretariat，简称BGCS）组织协调了全球植物园的保护工作，第一步是建立了全球植物园数据库，以鉴别目前植物园中尚没有保护的而又急需保护的植物种类。世界上大多数植物分布在热带，但大多数植物园却分布在温带，只有热带的少数地方如新加坡、中国的西双版纳、斯里兰卡、哥伦比亚等已经有了热带植物园。在热带建设更多的植物园，培训当地植物分类学家担任植物园工作是一项紧迫任务。

动物园和植物园是进行自然保护的好场所，人们可以展开有关濒危物种的生长、发育、繁殖、营养、行为等方面的研究，为野生种群的保护和管理提供科学依据。目前多数动物园和植物园存在许多问题：①个体太少：每一种珍稀濒危物种的数量太少，通常一个物种仅一两只个体，无法形成有生存力的种群，需要不断从野外捕捉个体予以补充；②遗传混杂：在许多动物园、植物园和野生动物园中，不同的亚种、不同的生态型常常混养在一块，使得物种的遗传成分混杂；③人工选择：人工养殖时，有意识和无意识的选择导致迁地个体的形态、行为、生理状态等发生变化。有意识的人工选择如选择驯服的、野性弱的个体繁育；无意识的人工选择表现为提供人工食物和提供恒温环境等。在人工环境中生存繁衍的世代愈多，物种变异愈大。

12.6 种子库和基因资源库

除了将濒危物种迁地保护或迁入人工生境进行保护外，还可对濒危物种的遗传资源，如植物的种子、动物的精液、胚胎以及真菌的菌株等，进行长时期的保存。当然，这种保存涉及到采集、保存、启用等一系列环节。

12.6.1 种子库

大多数植物种子在冷藏条件下保存相当长时间后仍具有萌芽生长能力。人们利用种子的这一特征在全球建立了50个大型种子库。中国也建立了大型作物种子资源库，最近又在青海省建立了国家作物种子资源库，保存了数万份植物种子。

但是，即使是冷藏条件下，种子中的养分也会逐渐消耗，有害变异会积累，最后，种子会丧失发育能力。最好的办法是周期性地更新种子库中的种子，如通过播种收藏的种子、等待其生长结籽再收藏其种子这种途径来更新。对大型种子库而言，工作量是惊人的。仅美国

国家植物种质库（National Plant Germplasm System，简称 NPGS）就保存了 8 700 种植物的 40 万份种子，在科罗拉多的 Fort Collins 的种子库则在－196℃保存了 23 万份含水量 6%的植物种子（Abelson　1991），更新这些种子要耗费大量的人力和物力。

许多热带植物种子成熟后必须立即萌发，否则会死亡，如可可、橡胶和亚洲羯布罗香树等。这一类种子称为“难管理的”种子，这一类植物约占全球植物总数的 15%左右。目前人们正寻求储藏这些植物的遗传资源的途径。一条途径是将种子的胚乳和外壳去掉，仅保存这些植物的胚；另一条途径是在受控环境下保存这些植物的细胞。

保存野生植物种子也是植物迁地保护的有机组成部分。植物保护中心（Center for Conservation of Plants　1991）曾提供了采集植物种子的原则：①应优先采集那些有灭绝危险的、特有的、孑遗的、能重新回播自然的、有潜在经济价值的种类；②采集植物种子应尽量从植物分布区中央选点采集，同一物种应采集 5 个种群或更多种群中的种子；③每个抽样种群中应采集 10～15 株植物的种子，采集数少于 10 株时，将失去部分等位基因。当种群的表型变异大、生境异质性高时，应采集更多植株的种子；④当种子存活率较低时应采集较多的种子，当植物一年中结实较少时则不应过多采集子实，以免影响植物的生长。

12.6.2　基因资源库（Genome resource bank）

有组织地搜集、储存和利用生物组织，将生物的遗传物质和细胞置于－196℃的液氮环境中长期保存，这项技术首先在畜牧业中发展起来。人们将优秀的家畜个体的精液、卵子和胚胎保存在液氮中，解冻后用于人工授精、卵移植和胚胎移植。基因资源库为保存野生生物的遗传多样性提供了新手段。目前许多家养动物和野生动物已经成功地利用解冻精液人工授精、体外受精、胚胎移植以及人工移植解冻冷冻胚胎等技术繁殖后代成功（表 12-3）。西方许多商业公司出售冷冻精液和冷冻胚胎，同时许多研究机构和私有企业开始系统地搜集野生生物的遗传物质和组织。

利用基因资源库保存野生生物遗传物质具有特别的意义：①减少了饲养个体数目，利用一只个体的精液可以使多只雌体受孕，增加了珍稀物种的个体繁殖机会；延长了个体的繁殖寿命，即使个体死亡了，仍可能利用其低温保存的配子进行繁殖；②低温保存遗传材料是野生生物保护战略的有机部分，当野生种群的遗传多样性由于自然选择、遗传演变而部分丧失时，基因资源库仍为就地保护和迁地种群保存了遗传多样性；③野生生物基因资源库为改良家养动物品质和种间杂交提供了野生种源；④野生生物基因资源库为地理隔离种群之间交流基因提供了途径。

但是，基因资源库只是一种保护手段，不能取代就地和迁地保护的种群。经过二十余年的激烈争论，IUCN 保护繁育专家组得出结论：基因资源库是长期保存野生生物遗传变异的手段。在众多物种濒临灭绝、野生生物生境破碎的今天，建立野生生物基因资源库具有特别的意义。1992 年，IUCN 保护繁育专家组在加拿大温哥华制定了建立濒危物种基因资源库行动计划纲要，为了在实践中完善该行动计划纲要，保护繁育专家组选择虎（*Panthera tigris*）为模式开展了建立虎基因资源库的研究。

虎曾经分布于东起土耳其、西至鞑靼海峡、南至巴厘岛、爪哇岛的广大地区，有 8 个亚种（表 12-4）。由于里海虎灭绝了，现在印度成为虎的分布西界。为了保存苏门答腊虎，人们已经在印度尼西亚 Taman 收费狩猎场建立了遗传资源库。选择虎作为研究模式是因为野生虎的处境危急。IUCN 猫科动物专家组已经制定了全球性的虎迁地保护计划。对迁地保护虎的繁

育人们已经有了较详尽的记录。

表 12-3 已经成功地利用解冻精液人工授精、移植体外受精胚胎或移植解冻冷藏胚胎繁殖成功的野生哺乳动物

物　　种	解冻精液人工授精	移植体外受精胚胎	移植解冻冷藏胚胎
狐	V		
狼	V		
旋角羚（*Addax nasomuculatus*）	V		
印度羚（*Antilope cervicapra*）	V		
白尾鹿	V		
黇鹿	V		
美洲岩羊	V		
马鹿	V		
美洲野牛	V		
艾鼬	V		
野牛（*Bos javanicus*）	V		
美洲马鹿	V		
驯鹿	V		
黑足鼬	V		
大熊猫	V		
狒狒		V	V
狨（*Callithrix jacchus*）		V	V
Cynomdgus monkey		V	
猕猴			V

表 12-4 世界虎的现状（1993 年）

亚　　种	估计种群数量	
	最　大	最　小
孟加拉虎（*P. t. tigris*）	4 000	3 000
苏门答腊虎（*P. t. sumatrae*）	600	400
印度支那虎（*P. t. corbetti*）	1 500	1 000
东北虎（*P. t. altaica*）	500	300
华南虎（*P. t. amoyemsis*）	50	30
里海虎（*P. t. vigata*）	本世纪 70 年代灭绝	
爪哇虎（*P. t. sondaica*）	本世纪 80 年代灭绝	
巴厘虎（*P. t. balica*）	本世纪 40 年代灭绝	

中国科学院在上海细胞生物学研究所和昆明动物研究所分别建立了细胞库。其中昆明动物研究所侧重中国西南地区的生物多样性保护，收集了 170 余种野生动物的细胞，不少是中国特有的濒危物种的细胞，如滇金丝猴、黑麂、中国鹿、毛冠鹿、赤斑羚、麋鹿等。随着细胞生物学和发育生物学的发展，人们将能通过细胞培养和核移植技术培育已经灭绝的野生动物，因此，细胞库也被称作“冰冻动物园”（施立明　1990）。

12.7　保护繁育专家组及其全球性迁地保护计划

物种保护、生物多样性保护需要全球性的统一行动。IUCN 物种存活委员会（SSC）中设有人工繁育专家组（Captive Breeding Specialist Group，简称 CBSG），开展了大量的工作，并

取得了显著的成绩。

12.7.1　保护繁育专家组

国际自然与自然资源保护联盟的物种存活委员会中设有人工繁育专家组，1994 年该组织更名为保护繁育专家组（Conservation Breeding Specialist Group，简称 CBSG）。CBSG 于 1978 年开始活动，由世界各国的专家组成，主要靠 149 个成员组织捐款来维持。保护繁育专家组的目标是组织全球有关迁地保护的人员和资源网络，搜集、分析和散发迁地保护信息，制定全球人工繁育迁地保护方案，建立或保护受胁种可生存种群，确定人工繁育迁地保护脊椎动物的优先保护方案，以迁地保护来形成、恢复、重建濒危脊椎动物种群。

CBSG 刚建立时，对有关物种濒危状态、致危原因的评价较粗放。1985 年，CBSG 开始系统评价一些动物类群，因此，迫切需要一套能科学地、精确地描述濒危状态和致危原因的评价系统，这一评价系统必须建立在种群生物学的基础之上。CBSG/SSC 要求 Mace 博士承担这一任务。Mace 和 Lande 提出的关于物种濒危的定义及有关评价标准，经过一系列的审议和修改，现在被 CBSG 和 1 800 多位野生生物学家和科学家在实践中应用（见第 9 章），并作为 IUCN修订红皮书的标准。CBSG 每年出版两期通讯，报道有关 CBSG 的研究动态、会议消息和出版物。

保护繁育专家组协助开发了一系列用于保护生物学的工具，如旋涡模型、小种群随机模拟模型、分析土地利用的地理信息模型等；组织了一系列研讨会，形成了一系列研究报告，以协调全球范围的迁地保护活动。

12.7.2　物种存活计划

在北美，物种存活计划（Species Survival Plan，简称 SSP）组织了美国和加拿大的动物园保护濒危物种的协调行动。目前，物种存活计划列出了一份需加以保护的物种名单，共包括 38 种物种（其中部分物种名单见表 12-5）。该名单计划最终包括 1 000 种物种。IUCN 物种存活专家委员会正在世界各地的动物园开展相似的保护计划（Foose　1990），对每一种被列入保护名录的物种制定相应的种群和遗传管理计划（Seal，Foose　1983a，b）。物种存活计划也为每一个动物园、每一种列入保护名录的物种制定了详细的管理方案，并成立了管理委员会。

濒危物种存活计划既包括迁地种群，也包括野生种群，迁地种群与野生种群在保护计划中同等重要、相互作用。在估计物种的最小可生存种群时，要同时考虑亚种群的数目及每个亚种群中的个体数目。濒危物种存活计划要尽可能利用已有设施，如动物园、珍稀濒危物种繁育中心等，并采纳专家对物种保护的建议，制定详细的管理方案，如配偶选择、繁殖日期、奠基者种群组成和人工调控野生个体的迁徙等等。

表 12-5　物种存活计划保护物种名录

物　种	学　名
领狐猴	*Varecia variegata*
黑狐猴	*Lemur macaco*
狮尾猴	*Macca silenus*
大猩猩	*Gorilla gorilla*

续表

物　种	学　名
猩　猩	*Pongo pygmeus*
水　獭	*Lutra sp.*
鬃　狼	*Chrysocyon brachyurus*
红　狼	*Canis rufus*
小熊猫	*Ailurus fulgens*
东北虎	*Panthera tigris*
亚洲狮	*Panthera leo*
雪　豹	*Panthera unica*
云　豹	*Neofelis nebulosa*
亚洲象	*Elephas maximus*
双角犀	*Dicerorhinus sumatrensis*
独角犀	*Rhinoceros unicornis*
黑　犀	*Diceros bicornis*
白　犀	*Ceratotherium simum*
狭纹斑马	*Equus gre*
野　马	*Equus caballas*
草原西貒	*Catagonus wageneri*
野　牛	*Gaur*
阿拉伯大羚羊	*Oryx leucoryx*
弯角大羚羊	*Oryx dammah*

12.7.3 保护评估和管理计划（Conservation Assessment and Managemcnt Plan，简称 CAMP）

保护评估和管理计划的目标是搜集、提供濒危物种的有关信息，提出濒危物种集约管理的指导原则。CAMP 研讨班通常包括 10～40 名专家，包括 IUCN 物种存活委员会专家组成员、野生动物管理人员、学术机构代表、社区代表以及人工繁育专家等。在研讨班上，专家们利用已有的信息讨论一个较大的动物类群如一个目或者一个科中所有种类的濒危状态，逐个考察物种野生种群和迁地种群的现状，大致估计种群数量，同时考虑种群栖息地的破碎程度、变化趋势、生境变化和环境随机性，制定保护行动方案。

在 CAMP 研讨班上，参加者也确定濒危物种人工养殖的难易程度。通常根据捕获、饲养、繁育相似物种的经验将濒危物种分为不难、较难和极难养殖 3 个等级。人工繁育和迁地保护是 CAMP 的一个主要内容。有关人工繁育的建议是根据保护遗传学和种群生物学目标和所需要的种群大小提出的。这些是全球人工繁育行动计划（GCAP）和区域性人工繁育战略计划的基础。迁地保护措施分为以下 4 类：

第 1 类　建议在保护计划中包括迁地种群。

第 2 类　除了建立迁地种群外，应当每间隔一定时间从野生种群向迁地种群补充新的基因，在这一前提下，可能保存一个相对较小的核心种群。

第 3 类　在目前情况下，除了公共教育、研究、生产目的之外，不需要进行迁地保护的野生生物和已经有家养种群的野生生物也可算作此类。

第 4 类　待定。将通过野外考察、数据分析或种群生存力分析等途径来决定物种是否需

要迁地保护。

CAMP 是一个动态的不断完善的过程。在这个过程中，新的信息不断地补充进来。CAMP 将继续考察新的物种类群，完善已有的 CAMP。今后几年中，有关 CAMP 将在所有陆生脊椎动物和一些鱼类中全面展开。

12.7.4　全球人工繁育行动计划

针对目前用于迁地保护的资金有限而必须对全球各个地域进行资金分配和组织保护方案这一问题，CBSG (1994) 提出了全球人工繁育行动计划，此计划包括计划 (Global Captive Action Planning) 和建议 (Global Captive Action Recommendations) 两部分。GCAP 推荐值得保护的物种或亚种，GCAR 则确定为了保存一个健康的迁地种群所需的种群数量，以保证迁地种群成为保护计划管理下异质种群的有机组成部分。

GCAR 研讨班为全球和区域的物种迁地保护制定战略，确定目前的迁地种群中哪一些种类仍需要进行迁地保护，哪一些种类不再需要进行迁地保护，哪些濒危物种需要进行迁地保护等等。GCAR 希望能为调整不同地区的迁地保护种群大小提供依据，并且为那些目前尚未引起足够重视的濒危物种寻找可利用的迁地保护场所。

在研讨班上，参加者首先整理濒危物种的背景材料，这些材料由 GCAP 从物种存活委员会的各个生物类群专家组或者 Birdlife International 搜集，或者直接从物种存活委员会有关专家组搜集。大多数情形下，GCAP 确定物种保护的优先权，并确定迁地种群大小及管理的难易程度。

CAMP 制定过程中应用 Mace-L 和 e 标准确定物种的濒危等级，从而确定其优先保护权。GCAP 培训班参加者尽量给出物种的数量。在许多情形下，不知道种群的确切数量，或者仅仅知道种群部分分布区内的数量时，需要对种群数量进行估计，从几个估计值中取最小的一个，这种估计值是精确到数量级的经验估计。

GCAP 研讨班根据国际物种信息系统 (ISIS)、国际动物园年报、有选择的区域考察以及信息库、物种存活委员会行动计划制定 GCAR 报告，给出物种名称、估计野生种群数量、濒危等级以及人工繁育迁地保护建议，并且设定全球的迁地保护种数数量。研讨班也制订各区域的迁地保护行动，避免重复的指导意见，根据各区域的迁地保护种群大小及养殖经验，列出各区域优先保护物种名单。这些报告经过 GCAR 管理人员和专家评议、修改后，发到有关地区，再进行区域性评审。GCAR 根据保护需要和新的信息为地区的保护提供了指导意见。目前，针对某一特定物种的保护，世界的动物园和水族馆已经制订了 200 多个计划，至少有 10 个以上物种的全球动物存活计划正在制订。

第 13 章　生物安全

本世纪 50 年代初，Watson 和 Crick 对 DNA 双螺旋结构的阐明带来了 70 年代的重组 DNA 技术、细胞融合技术和转基因生物等基因工程技术。人们利用重组 DNA 技术鉴定和分离特有的基因，把它们增强并插入到其他生物体的遗传物质中去，从而改变这些生物体的遗传组成。20 多年来，基因工程发展迅速。有人预计，90 年代世界市场将出现生物技术产品销售的黄金时期。按保守的估计，5 年后美国生物技术产品的销售额将达到 60 亿美元，10 年后可达到 200 多亿美元。

早在 70 年代生物技术发展的早期，一些科学家就已对与重组 DNA 技术研究有关的生物学和生态学危机和对环境所带来的潜在影响表示担心。他们认为生物技术产品，尤其是基因工程产品将可能给环境及人类健康甚至伦理道德各方面带来危机。80 年代后期以来，"生物安全"这个专门名词出现了，并列入到 1992 年联合国《生物多样性公约》的条款中。《公约》生效后，在两次缔约国大会上生物安全的问题都是大会的主要议题。由此可见，生物安全已成为世界各国关注的焦点问题之一。

13.1　基因工程的诱人前景

这里首先介绍目前国际上常用的 3 个名词：GEO (Genetic engineering organism) 是指经遗传工程处理的生物体；GMO (Genetically modified organism) 是指经遗传修饰的生物体，其含义比 GEO 更广泛，但目前多数还是理解为经遗传工程处理的生物体；LMO (Living modified organism) 是指经遗传修饰的活生物体。虽然 3 个名词不一样，但可广义理解为我国常称谓的转基因生物或工程生物。

Rissler 等在 1993 年报道，当时美国尚无一个转基因作物的产品被批准进入市场，虽然正在开发的已为数不少，其中包括水稻、玉米、棉花、大豆、花生、油菜以及南瓜、黄瓜和马铃薯等等。在美国，基因工程的农产品要商业化得经过 3 个部门的审批，即美国农业部 (USDA)、药物和食物管理署 (FDA) 和环境保护署 (EPA)。经 USDA 和 FDA 批准第一个投放市场的产品是 1994 年由美国加州的生物技术公司 Calgene 用 8 年时间、耗费 2 000 万美元、商品名为 Flavr Savr 的转基因番茄。到 1995 年，经上述 3 个部门批准或无异议的能步入商业化的转基因生物或疫苗迅速增加（表 13-1），还有 1 种抗除草剂的转基因油菜、2 种抗除草剂的转基因玉米、1 种雄性不育转基因玉米、2 种抗玉米钻心虫 (Bt 毒素) 的转基因玉米、2 种抗不同除草剂的转基因棉花、1 种改变成熟期的转基因番茄以及 1 种能提高固氮能力的转基因 *Rhizobium meliloti* 正在审批中，准备投入市场。

本章作者：钱迎倩

表 13-1　美国政府机构已批准商业化的基因工程农产品（至 1995 年 12 月）

产　品	公　司	改变的性状	商 品 名
油　菜	Calgene	改变油的成分（高月桂酸）	Laurical
玉　米	Ciba-Geigy	抗玉米钻心虫（Bt 毒素）	Maximizer
玉　米	Mycogen	抗玉米钻心虫（Bt 毒素）	NatureGard
棉　花	Calgene/Rhone Poulenc	抗除草剂溴苄腈（bromoxynil）	BXN 棉花
棉　花	Monsanto	抗棉铃虫和 budworm（Bt 毒素）	Bollgard
马铃薯	Monsanto	甲虫（Bt 毒素）	Newleaf
大　豆	Monsanto	抗除草剂草甘膦（glyphosate）	Roundup Ready
南　瓜	Asgrow	抗多种病毒	Freedom 11
番　茄	DNA Plant Technology	延迟成熟	Endless Summer
番　茄	Monsanto	延迟成熟	
番　茄	Zeneca/Peto Seed	皮增厚，改变果胶	
Pseudomonas fluorescens	Mycogene	毒害昆虫（Bt 毒素）	M-Peril M-Trak MVP
牛痘病毒疫苗	Rhone Merieux	对狂犬病免疫	Raboral

注：1. 材料引自 Gene Exchange，1995b；2. 释放到环境中之前菌已被杀死。

1991～1994 年间，欧共体国家有 311 种 GMO 经法律批准向环境中释放，包括油菜、玉米、马铃薯、小麦等作物种类和桉树、杨树等共 17 个物种共 291 个 GMO。释放作物最多的是油菜，计 95 次，其次为玉米 58 次，马铃薯 41 次，甜菜 36 次等等。释放的微生物共 7 种 20 个 GMO，数量最多的是 Pseudomonas 7 次，其次有 Rhizobium 5 次等等，还包括转基因噬菌体 M13 1 次。欧共体 15 个国家中，释放量最大的是法国 93 个 GMO，其次为比利时 59、英国 50、荷兰 44 等等。根据欧共体下设的欧洲专门事务委员会签发的“GMO 审慎地向环境释放”的命令，GMO 要商业化必须经大多数成员国的同意。到 1995 年底只有 4 份申请报告被批准，其中 3 个是疫苗，1 个是抗除草剂烟草。

我国的抗除草剂、抗病毒、抗虫、耐盐等转基因作物有烟草、番茄、马铃薯、甜椒和大豆等等，并都已陆续向环境释放。突出的例子是 1987 年培育成功抗病毒烟草——PK-873 转基因烟草，8 年来在国内 11 个点作大田试验，生长面积已超过 3 000ha（Zhu 等　1996）。抗烟草花叶病毒和黄瓜花叶病毒的双抗转基因烟草在 1992 年已达到 8 000ha 大田面积（Zhou 等　1995）。根据 Krattiger（1994）的报道，当时世界上只有美国和中国两个国家已批准为商业目的而大规模释放转基因植物。中国释放烟草面积已占整个烟草种植面积的 5%，达 100 万 ha。这是转基因作物在生产上大面积获得应用并且其抗病性状表现良好的第一个例子。

作为医疗目的或用作生物反应器目的的转基因动物研究也有很大进展（钱迎倩等 1995）。最近美国佛罗里达大学的科学家向美国农业部申请要求释放第一个转基因的节肢动物——螨。这种螨是草莓及花卉害虫——蜘蛛螨的饲料。转基因螨内含有可杀死害虫的一种细菌的基因。

总之，基因工程的应用前景广阔，它在疾病诊断、药物生产、环境保护及解决人口不断增长对粮食的需求方面将发挥较大的作用，并将产生巨大的经济效益。

13.2 GMO 潜在的风险

从重组 DNA 技术研究一开始就有人提出潜在的风险问题。尽管政府有关管理部门批准 GMO 产品上市，但争论及反对之声始终不断。1995 年 12 月，Gene Exchange 上登载着当美国环境保护署批准抗虫转基因玉米和棉花商业化后，就受到环境保护团体及有组织农民的强烈反对。原因是抗虫基因均来自细菌 *Bacillus thuringiensis*（Bt），在 1995 年春天时批准的抗虫转基因马铃薯的抗虫基因也来自 Bt，这样势必加速对 Bt 抗性的发展。又如 13.1 中提到第一个遗传工程节肢动物——转基因螨的释放申请就遭到有关科学家联盟（Union Concerned Scientist，简称 UCS）的抵制。UCS 指出：目前已有相当数量的转基因节肢动物正在研究或者即将提出释放申请，包括地中海果蝇、蚊子、蜜蜂以及棉铃虫等昆虫，这些转基因节肢动物存在着巨大的潜在环境风险，因为它们繁殖快，数量大，起到一系列的作为害虫和传粉等的重要的生态学作用。

1994 年 11 月在巴哈马举行的《生物多样性公约》缔约国第一次会议上决定，要设立一个由各国政府提名的、15 个专家组成的"生物安全"专家小组。专家小组 1995 年 5 月在开罗开会，要提出一个背景文件供"生物安全问题不限成员名额特设专家组"审议。背景材料需包括审议生物安全领域内现有知识、经验和立法的信息。缔约国 1995 年 11 月在雅加达举行第二次会议时，秘书处提供出一份《实施〈生物多样性公约〉第 6 条和第 8 条的有关做法和经验》的文本。其中第 54 点指出："从《生物多样性公约》的角度来看，生物技术产生的 LMO 引起的有关问题涉及的范围很广。它们包括：①植物基因的稳定性、对非针对对象产生的影响、对生态系统过程的不利影响、基因改变植物潜在脆弱性等问题；②基因改变、控制基因表现、预定和非预定的改变等问题；③供体生物体的表现特征，例如竞争性、致病性和毒性等问题；④对人类健康产生有害影响等问题。"

13.2.1 对环境可能带来的风险

至今，已有很大数量的 GMO 正进入中试或大田试验，也已有一批产物达到商业化水平。GMO 一旦大量地释放，将来在环境中消灭它们不仅要花费大量的资金，对某些 GMO 来说甚至是不可能的。大量释放 GMO 作物可能产生下列结果：

（1）基因作物本身可能变为杂草：杂草具有旺盛而顽固的生命力，从营养生长到开花这段时间可以非常短，如是多年生植物，往往有旺盛的营养繁殖或能在从断片中再生的能力，或可在靠近土表折断，以防止整个植株从土壤中拔出来；杂草花是自交的，但往往不是专性的自花授粉，而异花授粉的花粉是通过虫媒或风媒来传播；杂草种子具很长的保持存活的时期，只要生长条件许可，植物可连续不断地产生种子，并在很大的环境范围内传播种子等等。不少作物已被人类驯化到离开人的耕作就无法生存的程度，例如玉米、小麦等。Colwell (1994a)认为这类作物不管怎么通过生物技术来改良，在生态学范畴内不会变成具有杂草特征的植物。而另一些栽培植物，例如一些高粱属的种，在某种环境下本身就是杂草，而在另外的场合下它又是作物。当在这类作物中插入一个抗病、抗虫基因，或转基因作物中基因逃逸时，可能会使本来在某些地区很安全的作物由于改变了其平衡而趋向于杂草化。又如甘蔗、水稻、马铃薯、油菜和燕麦等作物，它们本来就有其很近的杂草性近缘种，因此某些遗传上的

改变就可能使作物成为杂草。

（2）基因作物使野生近缘种变为杂草：自然界不少作物的野生近缘种，由于受自然的制约在一定环境条件下并不以杂草的形式存在。可是一旦某一个 GMO 通过花粉的传播或 GMO 中基因的逃逸，把花粉引入野生近缘种，这种近缘种就会大量繁殖而变成杂草。在美国，野葫芦一类的南瓜近缘植物普遍存在，这些野葫芦并未成为杂草，原因是自然界中病毒的存在很可能是对野葫芦发展的一种制约。1995 年美国 USDA 和 FDA 已批准 Asgrow 公司的转基因南瓜上市。这是一种抗多种病毒的转基因南瓜，人们担心转基因南瓜的基因流入野葫芦，就会使原来对黄瓜斑纹病毒和西瓜斑纹病毒敏感的绿皮密生西葫芦（一种美洲野生南瓜）变成抗这两种病毒的品种，从而大量繁殖起来而成为严重的杂草（钱迎倩等　1995）。按 Mullner（1996）介绍，在 1996 年 3 月份 Nature 上发表 Mikkelsen 的文章，论及用抗除草剂 glufosinate 的转基因芸苔（*Brassica napus*）与野油菜（*B. campestris*）作杂交的结果。将雄性不育的转基因芸苔作为母本与在丹麦是杂草在加拿大是作物的野油菜杂交，得到杂种后再与野油菜回交，结果是植株类似野油菜并有一部分是不育株，GMO 的基因已经传播到杂草中去；抗除草剂性能自发地转移到近缘种杂草中去而产生“超级杂草”；抗除草剂基因跳到野生种去后，这种“超级杂草”不再能被任何一种除草剂所控制。

（3）基因的转移或改变：美国亚利桑那大学教授 1993 年就指出，整合到植物基因组内的病毒外壳蛋白基因可以转移，并有和其他病毒发生重组而产生“超病毒”的潜在风险。美国密西根大学的科学家也得出类似的推测，他们把花椰菜花叶病毒外壳蛋白的基因插入豇豆，得到抗病毒的豇豆。当他们把缺少外壳蛋白的病毒再接种到转基因豇豆上时，发现 125 株豇豆中有 4 株又染上了花叶病。由此，他们认为插入转基因作物中的病毒基因可能与再接种病毒的遗传物质结合而形成新的病毒。这种新的病原体如再侵入其他重要作物的话，可能造成更大的危害（钱迎倩等　1995）。闻大中（1992）的文章中也列举了改变某些动物病原体的基因，可使该病原体的毒性增强或增加其对农药和抗菌素的抵抗力，或者因基因改变可使与动、植物共生的微生物具有致病力的例子。

释放转基因微生物是一个更复杂的问题，目前绝大多数微生物尚未得到鉴定、定名或研究。人们知道微生物不同种、属之间的自然基因转移比较频繁，新插入的带有明显选择优势的基因有可能在大范围的微生物界传播，这会给对某一些转基因微生物的长期影响作评估带来困难（钱迎倩　1994）。

13.2.2　对人类健康的影响

转基因生物食品对人体健康可能带来的风险一直是人们所关心的问题。表 13-1 列举的转基因油菜、玉米、马铃薯、大豆、南瓜和番茄的上市都是经过 FDA 批准的。但即使这样，也不可能完全消除人们的担心。美国第一个释放上市转基因番茄是在 1994 年 6 月，至今时间还非常短。吃下 GMO 食品后，对人体会有什么影响，风险又有多大，目前人们全然不知。但值得指出的是在作转基因作物实验中往往需要用标记基因，多数实验用的是卡那霉素一类的抗生素类物质。人们担心的是：这些抗生素类物质是否可能由转基因食品而转嫁到人体内？长期积累的后果又会是怎样？

13.2.3　伦理道德的争论

据不完全统计，至少有 24 种人体基因已任意地转移并插入到各种生物体内。国际社会为

此提出一系列问题：人类是否有权任意把任何数量的人体基因转移到其他生物中去？消费者是否愿意食用带有人体基因的食品？用人类基因做转基因工作有没有一个法定限度？等等。突出的一个例子是，美国马哈里希国际大学（Maharishi International University）的一位国际公认的DNA研究者、由康奈尔大学培养出来的分子生物学家John Fagan博士在1994年11月举行新闻发布会，他站在伦理道德的立场，基于基因工程巨大的风险而反对基因工程，公开宣布放弃已争取到的185万美元科研资助费，呼吁国际社会对种系（germ-line）的遗传操作（即把新的基因引入到精子、卵或非常早期胚胎的DNA中去）暂停50年。另一个例子是1993年成立了包括4位诺贝尔医学奖获得者在内的由科学家、律师、哲学家共50人组成的国际生物伦理学委员会，要起草一个有关保护人类基因组的国际公约，以广泛宣传遗传学进展可能给公众带来的问题。

13.3 生物技术与生物多样性

Colwell（1994）称生物多样性和生物技术为一对新的伙伴关系。实施生物技术特别是其中的转基因技术需从自然界的生物多样性中得到目的基因，经操作而获得转基因生物。这说明了生物技术对生物多样性密切的依赖关系，也可以说生物多样性是生物技术的先决条件之一。但是反过来看，生物技术也为生物多样性的迁地保护、特别是遗传资源的保存提供了可靠的保证。各种优良种质的器官、组织、细胞或原生质体都可在超低温（−196℃）条件下加以保存。在植物方面，生物技术的发展还可保证在一旦需要时它们还能再生成完整的植株。动物的胚胎或精子也都可利用这种技术来保存。生物技术上广泛应用的如PCR、RFLP、RAPD等等一系列新技术也在生物多样性保护研究中，特别是遗传多样性研究中得到应用。此外，植物组织培养是生物技术中相当成熟的一种技术，在生物多样性的持续利用，特别是对一些珍稀、濒危而具重要经济价值的植物的保存可发挥重要的作用，因为它可以利用这些植物的少量器官、组织甚至细胞、原生质体再生成完整的植株，结合快速繁殖技术进行大量繁殖，为人类持续利用。

转基因技术创造的是自然界不存在的生物体，可以使地球上产生更多的品种以至物种。当然人们目前从事GMO研究的主要目的并不是着眼于增加地球上的生物多样性，而是从社会效益和经济效益出发的。从另一个角度看，GMO对一个生态系统来说本身就是一个外来种。引入外来种历来是被普遍采用的，有不少起好作用的例子，但也有大量的例子说明，外来种的引入对整个生态系统的破坏并造成不可估量的经济损失。黄舟维（1990）报道，福建省霞浦县东吾洋岸有14万亩滩涂，1985年从美国引进大米草用作护堤、喂牛并当燃料。原先这块滩涂生态系统中具有物种200多种，又是多种鱼类的天然鱼库及全国养殖对虾、贝类的试验基地。引进大米草后，由于大米草繁殖力极强，生长茂盛，盘根错节，海水涨潮时滩涂生物被冲进草丛，退潮时却无法逃生，以至蛏、蛤、章鱼、跳鱼等许多产品已濒临绝迹，使该地区生物多样性下降，生态系统遭到破坏。由于浮游生物附着滞留在草丛中，致使人工养殖的牡蛎、对虾因缺乏营养而产量锐减，带来不可估量的经济损失。因为GMO释放的时间还短，目前还缺乏具体的例子。大米草在霞浦县是典型的杂草，如果GMO一旦变成杂草或“超级杂草”后，带来的后果是难以收拾的。

动物方面也有具说服力的例子。1859年澳大利亚引进野兔作为野味。但近几年，由于野

兔的大量繁殖，大片的草地、丛林惨遭蚕食。野兔每年给澳大利亚的农业造成上千万澳元的损失，并威胁着当地其他野生动物的生存。据估计，目前澳大利亚野兔已近 5 亿只，仅给羊毛工业造成的损失每年就超过 8 500 万美元。这个例子再一次说明，任何对环境适应性强、繁殖力极快的杂草性的动、植物，一旦引入一个生态系统后，消灭它不仅耗费巨资而且极为困难。

何新华(1992)指出，GMO 对自然植物群落的影响可能产生更严重的后果。如插入 Bt 基因的杂草，会由于食草动物难以食用而加剧繁衍，稀有植物或同种内的遗传多样性也会由于插入 Bt 基因而不具杂草特性而消亡，还可能引起昆虫种群的衰落或迁移，导致更为普遍的虫害，使生态系统的功能严重失调。此外，人们已可利用转基因植物作为生物反应器有目的地生产某些药物，但这些药物如果被其他生物摄食，将可能对这些摄食的生物造成危害，甚至死亡（钱迎倩等　1995）。

中国是一个农业国，且地域广阔，不仅有极为丰富的作物或家禽家畜的近缘种，还有大量丰富的遗传多样性资源。为满足人口对粮食的需求，迫使农业向单一化的优质、高产品种的方向发展，这在客观上自然淘汰了大量具一定优良遗传性状的农家品种及其他遗传资源，造成遗传多样性不可挽回的损失。GMO 的释放可能更加剧了品种的单一化，使农业处于进一步脆弱的状态。

总之，GMO 在没有得到充分评估或采取措施前的释放对生物多样性的影响可能不是目前人们所能预料的。已有科学家们指出，要是听任转基因生物不加控制地进入自然环境中，最后会有一天人工物种可能取代天然物种，自然界的生物多样性，尤其是目前的一些珍稀濒危物种将在地球上永远消失。

13.4　生物安全的措施

有关生物安全的措施可从风险评估的科研工作、立法及加强教育与培训 3 个方面来加以讨论。

13.4.1　风险评估的科研工作

对某种转基因生物可能带来的生物学或生态学的风险以及如何减少或者克服可能带来的风险进行评估及必要的科学研究是很重要的。一些发达国家在这方面非常强调，并已发表了大量的文章。例如美国加州大学的 Ellstrand 指出，一些抗旱、抗冻或抗虫的转基因作物有可能与杂草杂交。他们发现一种栽培的圆白小萝卜可以通过虫媒或风媒与在一公里以外生长的野生萝卜（*Raphanus sativus*）授粉。因此他们建议转基因作物要建立隔离区，对某些植物来说，隔离的距离至少要几公里。

Ellstrand 提出，有 1/3 现有的作物可以通过昆虫传播花粉，因此对不是雄性不育或不是无性繁殖的作物来说，其转基因作物的释放就应非常小心（Coghlan　1992）。题目为“经遗传修饰的植物和微生物大田试验生物安全结果”的国际会议已召开过 3 次。第一次是 1990 年 11 月在美国 Kiawah 岛召开的，也被人称为 Kiawah Island 和 Conference（Mackenaie 等 1990）。两年后在德国 Goslar 召开了同样题目的第二届会议，会后出版了论文集（Casper 等 1992）。第二次国际会议不仅讨论了大田中试释放问题，而且专门有一些文章述及商业化后的

生物安全问题。第三届国际会议于 1994 年 11 月在美国召开（Jones 1994）。到 1994 年，国际上在风险评估方面的研究已有不少，按第三次国际会议的主要报告人——法国科学家 Deshayes（1994）的提法，从 1986 到 1994 年间，全世界已有 1 500 个 GMO 做大田试验，但是对环境和人类健康的影响的确切回答还很少。他强调了风险评估的长期性，认为目前没有影响并不能保证经过一段时间后仍没有影响。因此 GMO 释放后的长期监测性科研工作是不可忽视的。

13.4.2 立法

生物安全的保证措施是对重组 DNA 技术及 GMO 从研究、释放到商业化进行立法。

发达国家中不同的国家对 GMO 研究和释放风险的估价是不一样的。总的趋势是欧洲国家在立法上要比北美一些国家更为严格，因此德国某些 GMO 的产物就到北美国家去申请释放。

在立法上，法国为 GMO 的评审和立法设立了两个专门委员会。第一个称为基因工程委员会，是 1975 年建立的，着眼于实验室重组 DNA 研究；1986 年建立的生物分子工程委员会是针对 GMO 的释放以至商业化的利用而设立的。日本至 1990 年对 GMO 已有 5 个指南及法规，其中 2 个指南是为实验室研究而设，由日本文部省和科技厅制定的。到 1986 年，由通产省和厚生省为 GMO 的工业利用发布了指南，同年农林省也发布了指南初稿，到 1989 年正式颁布执行。欧共体下设的一个行政机构——欧洲专门事务委员会在 1990 年签发了“GMO 审慎地向环境释放”的命令，并要求在 1991 年 10 月前把命令中的规定载入欧共体国家的本国法律中去。

此外，一些国际组织，如经济合作与发展组织（OECD）在 1986 年和 1992 年连续发布有关重组 DNA 安全问题和生物技术安全问题的文件。联合国有关组织，如粮农组织（FAO）、环境规划署（UNEP）也十分关注生物安全问题，世界银行还出版了《生物安全：生物技术在农业和环境中安全使用》的专著。

发展中国家比发达国家的生物技术研究及开发水平要落后得多，但在技术发展过程中也注意到了生物安全的指南或法规。如印度科学和技术部在 1990 年颁发了重组 DNA 安全指南。埃及在 1994 年由农业和土地开垦部、农业研究中心和农业遗传工程研究所共同制定并颁发了《生物安全—法律和指南》。我国有关生物安全的第一个法规是针对基因工程生产的药物，在 1990 年制定了“基因工程产品的质量控制标准”。按标准规定，基因工程产物的质量必须满足安全性的要求。对基因工程产品普遍适用的是在 1993 年 12 月 24 日由国家科委第 17 号令发布的《基因工程安全管理办法》。

我国《基因工程安全管理办法》分 6 章，最后一章是附则。内容包括由国家科委主管全国基因工程安全工作在内的总则、分为四级的安全等级、按安全等级划分的申报与审批、安全控制措施及法律责任等等。农业部根据上述《办法》正在拟定农业生物基因工程安全管理实施办法。总的原则是实施办法应着力于可操作性并具可监控性。根据受体的生物学特性及其安全性、其目的基因及其载体的生物学特性及安全性、GMO 的表型特征以及比较其他受体生物在生物学特性和安全性的改变程度及 GMO 释放对环境属性的影响与变化等 4 个因素来制定科学的评价标准。

国外有关生物安全法规或指南的内容是具体的并具很强的可操作性。以德国为例，向政府有关部门提交转基因作物向环境释放的申请报告中至少要求提供以下三方面的信息（Mull-

ner　1996)：①有关 GMO 的分子数据和供体、受体（细菌和植物)、载体的 DNA 序列以及 GMO 的 DNA 序列等等。其中包括拷贝数、插入序列以及所有插入序列和功能性；②有关释放到环境中的条件和GMO 与环境可能的相互作用，包括对人体和动物的影响，对环境的影响以及对农业的影响；③有关监督、控制、废弃物处理以及应急计划等等。

关于 GMO 作大田试验的要求至少有下列几点：①与可能被授粉的作物要有 200m 的隔离距离，并每 5 年要对大田作一次检查；②在 GMO 释放的周围要种 3m 宽的非转基因作物，以使花粉的扩散性减到最小的程度；③在隔离区内要清除所有的野生近缘种或种植转基因作物后残留在大田中的植株；④对油菜来说要用各种农业措施，如轮作或尽可能把种子翻到深层土壤中去，以尽可能地减少残留在大田中的转基因作物的植株。

此外，根据供体、载体及受体的风险的大小又分为四级，其中对个人保护措施，如眼、嘴及衣服等等都有具体而明确的规定。一般到第三级已具有很大的风险，故规定实验室中的衣服不允许穿到室外。

埃及有关部门发布的生物安全的法规与指南包括生物安全委员会及生物安全指南两大部分，并有 7 个附录。生物安全委员会分国家生物安全委员会及从事研究单位生物安全委员会两级。对国家生物安全委员会规定了以下 5 方面任务：①制定安全研究的政策及指南，包括实验室、温室、小规模大田试验直至商业化的释放；②风险评估及执照的签发；③协调国际、国内有关机构的各方面关系；④提供培训和技术指导；⑤每年要向政府有关机构至少递交一次报告。国家委员会的组成人员有来自如农业、教育、工业、健康、环境等等各政府部门的代表，还有私营企业的代表、从事法律工作人员，政府决策者以及从 GMO 释放周围社团来的关心人体健康及环境、环境保护的非技术人员。第二部分生物安全指南包括了风险评估、安全水平以及对实验室、温室及小规模大田试验的生物安全的指南，这些指南相当具可操作性。

13.4.3　加强教育与培训

Driesel (1996) 指出，在遗传部门和相应生产中心的遗传工程项目的领导、负责生物安全的官员、工业检验委员会的指导者以及其他工业界、大学、研究单位或政府有关人员都是应该参与生物安全培训的人员。在德国，培训项目是受到联邦研究和技术部资助的。课程的设置从理论到实践，共分为生物学、技术及法律基础这 3 个部分。从事与微生物有关的 GMO 工作者的生物部分课程有普通微生物、医学微生物、经典和分子遗传学、细胞培养、病毒和癌基因等等；技术部分课程有有关消毒领域和程序的知识、微生物发酵、封闭系统的要求以及按生态学观点对废弃物的处理等等；法律部分有法律原则、法律责任及与遗传、GMO、生物安全方面有关的国家级指令和法规。

生物安全法规一旦制定后，为了法律的顺利实施及尽可能减少 GMO 释放后对环境和人体的负影响，加强对有关人员的教育和培训是必要措施之一。埃及的生物安全法规与指南在国家生物安全委员会的职责中，明确了所有涉及到生物安全有关的人员都要接受安全程序中最新进展的培训。

第14章 国际环境保护条约和中国环境保护立法

科学技术的飞速进步极大地提高了生产力，使社会经济得到了迅速发展，创造了前所未有的物质和文化财富，使人类文明达到了一个新的阶段。与此同时也带来了一系列新的问题，其中之一就是日益严重的环境污染与生态破坏、资源枯竭（WRI，IIED 1990；IUCN，UNEP，WWF 1991）。这不仅给人类的经济生活带来了巨大损失，甚至危及到人类自身的生存。为了保护人类赖以生存的环境，解决人类在经济发展与环境资源持续利用过程中出现的问题，各国必须采取行动保护自己管辖范围内的环境和资源，包括制定法律，以规范人们利用自然资源的行为。但是，仅靠各国单独采取措施是不够的，还必须由世界各国在国际范围内进行广泛的国际合作，采取共同行动，一起来保护地球环境和资源，以达到人类对环境资源持续利用的最终目标（WRI，IUCN，UNEP 1992）。

14.1 国际环境法概论

国际环境法作为现代国际法的一个分支，是调整国家和其他国际法主体之间由保护、改善和合理利用环境资源而产生的国际关系的各种有约束力的原则、规则和制度的综合体系（马骧聪 1994）。

14.1.1 国际环境法产生的必然性

人类生存的地球是一个整体，各组成部分是相互联系、影响和制约的。大气、水、迁徙动物、洄游鱼类并不受国境的限制，因此需要有关国家共同予以保护。人类社会发展到今天，各国在经济和社会发展上已经成为紧密联系和相互依存的整体，而环境资源是这个整体存在的物质基础，对其进行保护是维护和发展国际经济、贸易的需要。况且在地域上有着许多两个以上国家共管的自然环境，如界河、界湖和国际共管河流等，必须由有关国家合作制定并遵守一定的规定；那些属于人类共有的环境资源，如公海、南极，更需要世界各国共同保护。环境问题还关系到国际社会的安全和政治秩序的稳定，如核污染、水资源分配、输出废弃物等，需要国际社会合作寻找解决这些问题的办法。

人类社会发展到现阶段，环境问题已经成为危及整个人类社会的持续发展、安全和生存的重要问题，保护环境已成为人类社会面临的共同任务。保护环境既需要各国自己立法，以规范其国民和其他法人主体的行为，也需要协调各主权国家的意志制定有关的国际法则、规则来调整国与国之间的有关关系，规范各国的行为，使其符合自然生态规律，有利于地球环境的保护和改善，保障全球环境资源的合理利用，促进和保证整个人类社会的持续发展（Ishwaran 1989）。

本章作者：范志勇，宋延龄

14.1.2　国际环境法的主体和对象

与所有的国际法一样，国际环境法的主体是国家。国家的主权特征确定了它可以独立参加并确立包括国际环境关系在内的国际关系，独立自主地直接承担国际法规定的权利和义务。一些国际组织如世界保护同盟（IUCN）等也被视为国际法和国际环境法的主体，这在环境保护领域尤为突出，而一般只有政府间国际组织才具有这种资格，如欧共体（EEC）、联合国环境规划署（UNEP）、联合国教科文组织（UNESCO）等。现今跨国性国际保护活动常常是由国际保护组织首先提出、酝酿和实施的，许多国际环境保护条约是在国际保护组织推动下签订的。这也从另一个方面确定了这些国际保护组织的国际环境法主体资格。

国际环境法的对象是国际环境法主体之间为保护、改善和合理利用环境资源而发生的国际关系。国际环境关系是极为广泛而复杂的，但从环境保护的角度看，防止地球环境污染和资源破坏、保障全球环境资源合理开发、持续利用是国际关系中对人类最直接、关系最为密切的热点问题。各种国际环境关系经国际环境法的调整成为国际环境法律关系。为了保护和改善环境、持续利用环境资源，这种法律关系的参加者在享有相应权利的同时，也必须依法承担相应的义务。国际环境法正是以此来调整国家之间的关系，规范国家行为，限制、控制和防止不利于人类环境的行为，禁止和制止破坏地球环境的活动，鼓励和倡导合理利用环境资源、维护全球生态环境，以促进人类社会持续发展。

14.1.3　国际环境法的特点

国际环境法是一个正在发展着的新兴的国际法的分支，它既有国际法的共同属性，又由于其针对环境保护的特征而有着自己的特点。首先，国际环境法是一个与许多法律紧密交叉的边缘性法律体系，它与国内环境法共同组成了广义的国际法整体，即人类赖以生存的地球环境必须从国内和国际两个方面进行保护。虽然国际环境法和国内环境法的调整方式和手段有许多区别，但是其最终保护目的和对象是一致的，任何国家都必须遵循共同的自然法则。各缔约国有义务使自己的国内立法与相应的国际条约相一致，许多国际环境法律文件都直接规定了各国有义务进行相应的国内立法。国际环境法的边缘性还表现在与其他国际法分支的交叉和密切联系上，如国际海洋法、国际水法、国际发展法、国际经济法，这些法也包含了不少关于保护环境和公平合理开发利用自然资源的内容，它们的一些基本原则与国际环境法是基本相同的。

国际环境法的另一个特点是其很强的公益性和普遍性。保护环境是为了全人类的共同福利和利益，因此它是全人类的共同事业。国际环境法还具有很强的科学技术性，这是因为环境污染、生态破坏及其对人类生存环境和经济发展的影响和危害有一定的规律和演变机制，而其保护和防治也要遵循科学规律并利用先进技术来实施，这些需在具体条款或附件中加以体现，更有些国际环境法文件还专门制定了具体的技术规程。国际环境法的最终目的是要协调人类社会同自然的关系，这就意味着要从观念到行动进行一场彻底的革命，扭转人类长期以来以“征服者”或“统治者”自居、无节制地向自然索取的野蛮观念，从根本上改变旧的生活、生产方式，科学地对待自然，合理地持续利用自然资源，尊重自然规律，维护和促进自然资源的自我更新和发展。因此，国际环境法具有建设性和革新性的特点。新问题、新概念、新思想、新原则、新制度、新措施对传统国际法的发展是一种有力的推动。

14.1.4 国际环境法的基本原则

国际环境法的基本原则也适用于环境保护领域的国际关系，但在国际范围内调整国与国间的环境关系并不能只是简单地照搬这些基本原则，必须结合环境保护的具体情况，根据国际环境保护的特点和需要，在实践过程中逐渐形成并不断加以完善。国际环境法的基本原则是指那些被各国公认普遍适用于国际环境关系各个领域、对国际环境保护活动具有指导意义、并构成国际环境法基础的原则规范（马骧聪 1994）。

（1）经济、社会发展与环境保护相协调的原则：发展经济是人类生存和社会进步的物质基础，良好的生态环境和充足的自然资源是经济发展的必要条件之一。发展经济必须同时保护环境资源，这是一个问题的两个方面，保证其协调一致，是保护全球环境的根本指导思想，也是国际环境法的基本原则。

（2）各国共同且又分别负有保护全球环境责任的原则：地球的大环境是一个整体，人类在共享着这个不可分割的自然生态系统，一个地区或国家发生的环境污染和生态破坏会影响到其他地区和国家乃至整个地球。每个国家不仅在利用和影响本国的环境资源，而且也在直接或间接、或多或少地利用和影响着其他国家乃至整个地球的环境资源。地球环境质量的恶化危及所有国家的利益，保护地球环境是各国持续发展的共同需要和责任。

（3）尊重国家主权原则：这是公认的国际法最基本原则，也适用于国际环境关系领域。其主要特征为：各国对其自然资源拥有永久主权，有权根据其国情决定自己的环境政策和战略，有权根据本国的需要合理开发、利用和保护其环境资源；为保护全球环境进行的国际合作和实施的各种必要的措施都必须在尊重各国主权和独立的基础上进行；任何国家、组织和个人不得以保护环境为借口干涉他国内政。

（4）不损害他国和各国管辖范围以外环境的原则：尊重国家主权，确保各国按自己的环境和开发政策利用自己自然资源的权利，并不是说一个国家可以在自己的管辖范围内为所欲为而不考虑别国和国际社会的利益。国家的存在不是孤立的，环境污染和生态破坏又常常跨越国界。保护全球环境，既要确保各国按自己的环境与发展政策开发本国自然资源的主权，又要确保各国在行使这项权利时不损害他国和其管辖范围以外地区的环境。

（5）为保护人类环境进行国际合作的原则：这项原则对于国际环境保护具有特别重要意义，各国只有进行广泛有效的国际合作才能完成保护全球环境这一共同任务。这一任务是为了全人类的生存和持续发展，是造福人类的公益事业，具有广泛而坚实的国际合作基础。基于这一原则，世界各国进行了广泛的合作，近年来缔结的国际环境条约中对合作的领域、方式和渠道规定得越来越具体。

（6）兼顾各国利益和优先发展中国家需要的原则：合作进行国际环境保护必须顾及各方利益，遵循公平合理的准则。但是各国面临的具体环境问题不同，经济发展水平悬殊，在具体问题上的利害关系往往不尽相同。在兼顾各国利益的同时，要考虑到发展中国家在人口、土地、资源等方面是主体，其环境问题是世界环境的主要问题，特别是其曾长期处于受剥削受掠夺地位，目前又被贫困所困扰。贫困是最严重的环境与发展问题，国际社会，尤其是发达国家和组织，必须优先考虑发展中国家的特殊情况和需要，理解和支持其合理要求。

（7）共享共管全球共同资源的原则：日益密切的国际经济联系使各国共同利用地球资源的程度急剧上升。但是从具体权属关系上看，地球的自然资源分为两部分，一部分属于各国所有，另一部分为全人类共有的公共区域的自然资源。环境保护各国既要保护管辖范围内的

环境资源并就此采取国际合作，又必须由国际社会来共同管理、保护和享用不属于任何国家管辖的公共区域的环境资源。如海洋、外层空间和南极洲，这些领域和资源为全人类共有，应该由世界各国共同管理和合理利用。

（8）禁止转移污染和其他环境损害的原则：为了共同保护人类赖以生存的地球环境，各国既要做好其境内的环境保护工作，又要与他国进行积极而真诚的合作。因此，在经济发展和环境保护过程中不能损害其他国家的环境利益，如大肆破坏性地开发、掠夺别国或人类共有的自然资源，向其他国家和全球公共领域转移污染和进行危害环境的各种活动。即便是有潜在危害的也要积极预防，以免影响他国环境。向别国转移污染和破坏他国自然环境不仅违背国际公德，也违反国际法原则。

（9）重视预防环境污染和生态破坏的原则：这条预防原则已在众多国际环境法文件中作了明确规定。一旦形成污染和造成破坏，不仅危害人类健康和造成巨大的社会经济损失，而且其治理代价高昂、时间漫长，在很多情况下还是无法治理、难以恢复和不可逆转的。国际社会和各国对此原则十分重视，在国际立法和国内立法中都有这一项基本内容。

（10）各国对其造成国际环境损害承担责任的原则：为达到保护全球环境的目的，各国不仅要对其因不法行为造成的环境损害负责，还要对因合法行为引起的环境污染和破坏承担责任。这里不但有民事赔偿责任，而且国际社会正在研究将严重危害人类生存环境行为定为国际犯罪并承担刑事责任的问题。

（11）和平解决国际环境争端原则：虽然和平解决国际争端是早已确定的一项国际法基本原则，但由于历史、利益和发展不同步等原因，全球环境污染、生态破坏和资源短缺等环境问题日益尖锐，国与国间的环境争端时有发生，并有增加的趋势。及时、公平、合理地解决这些争端，既关系到全球环境保护事业和各有关国家的切身利益，也关系到国际安全、稳定、和平和发展等人类共同利益。

14.2　国际野生生物法

国际环境法范围广泛，是一个正在以惊人速度迅速发展的国际法新部类。1977 年联合国环境规划署国际条约和协定登记簿记录了 59 项多边条约，而在 1991 年就增到 152 项。从形式上分有宪章、宣言、公约、条约、议定书、协定等；适用范围上有多边和双边条约之分；在约束程度上有敦促性或纲领性规定性质的“软法”，也有明确规定了义务、责任、权利、措施等的“硬法”；从内容上可分为关于防止环境污染、损害及破坏的条约和保护资源并合理开发利用的条约两大类（马骧聪　1994）。以下仅就与本书内容直接相关的保护野生生物方面的重要国际公约或条约作一论述。

14.2.1　《生物多样性公约》

生物多样性是一个概括性术语，它将生态系统、物种和基因的频度与数量归于一个组合之中，中心点是生物以及生物价值和保护等方面的问题。这些问题日益引起各国和有关国际组织的广泛关注，必须以国际立法予以重视。代表性的法律文件就是《生物多样性公约》。它是当前保护生物资源的国际公约中最重要的文件，从非常广泛和深刻的意义上就保护生物资源作出了总的原则性规定。

《生物多样性公约》是在联合国环境规划署主持下制订的，并于1992年6月在巴西里约热内卢召开的联合国环境与发展大会期间签字。目前已有160多个国家签署参加这一公约。该公约于1993年12月29日生效。中国于1992年6月11日签署，并于11月7日批准。

该公约由序言、41项条款以及两个附件组成，主要规定了以下4个方面的内容：

（1）基本原则：公约第三条规定：依照联合国宪章和国际法原则，各国具有按照其环境政策开发其资源的主权权利，同时也有责任确保在它管辖或控制范围内的活动不致对其他国家的环境或国家管辖范围以外的环境造成损害。这是公约确立的唯一基本原则，基本上反映了资源较丰富、要求维护其资源主权的发展中国家与强调资源和环境保护的发达国家在利益、立场上的平衡和相互妥协。发展中国家主张确认生物多样性是各国所有的资源，获得多样性应依据此原则或在双方同意的基础上进行。这点已在公约中得到确认。针对全球公共区域实际无人负责的局面，公约通过确定个别缔约国的管辖范围以保障公约的保护义务在全球范围内得以执行。

（2）保护和持续利用生物多样性的方式：公约规定了实现生物多样性保护和持续利用的一般性措施，要求缔约国视其特殊情况和能力，为保护和持续利用生物多样性制订国家战略、计划或方案，并落实到有关部门或跨部门的计划、方案和政策中去；查明和监测生物多样性各组成部分的情况，尤其是具有公约附件中所列特征的生态系统和生境、物种和种群、基因组和基因；对生物多样性丰富的自然环境要尽可能地采取就地保护措施，对濒危或受到严重威胁的生物多样性成分除采取可能的就地保护手段外，还要采取移地保护方式，以尽可能多地保存生物多样性；一国在拟议可能对生物多样性产生不利影响的项目时，应进行环境影响评估，作出适当安排，以尽量避免或减轻这种影响，而当其不利影响或损害可能超出该国管辖范围时，则需对其活动进行通报、交流和磋商，以便采取预防或应急措施，尽量降低影响和减少损失；对遗传资源的取得则规定了由主权政府决定并依照该国法律进行，但应创造条件以利于其他缔约国取得用于无害环境目的，并有权参与与利用该资源有关的研究和开发，分享获得的利益。

（3）生物技术的取得、转让和获益分配：这项规定是公约的核心内容，各缔约国应承诺向其他缔约国转让或便利其获得有关生物多样性保护和持续利用的技术，如向发展中国家转让则以共同商定的减让或公平、有利和优惠的方式进行。对于专利和知识产权范围内的技术的转让或取得应受到有效保护。但缔约国应酌情以适当手段促进向遗传资源提供国尤其是发展中国家转让这种技术，必要时由公约中规定的资金条款来保障这种转让或取得的实施。特别是个别缔约国应酌情采取立法、行政或政策措施促进私营部门履行技术转让义务（Duesing 1992）。

（4）履约供资机制：这是本公约的一大特点和创举。环境保护从总体上说是一项耗资的事业，为解决发展中国家的实际问题，以保证公约的普遍性和有效性，公约设立了资金保障机制。这是国际法中公平原则的最新体现。各缔约国承诺力所能及地为实现本公约目标而为其有关国家计划、优先项目和方案提供资金和鼓励，发达缔约国应提供新的、额外的资金使发展中国家能支付因履行公约义务担负议定的全部新增加的费用。发展中缔约国履行公约义务的程度取决于发达缔约国据此提供的资金和技术转让的承诺。

14.2.2 《濒危野生动植物种国际贸易公约》

野生生物的国际贸易是一项重要的业务。特别是第二次世界大战后，世界范围内的野生

动植物贸易不断增长，如 70 年代初这类业务的国际年贸易额约为 10 亿美元，而到 1981 年仅美国进出口野生生物及其产品的价值就超过了 9.6 亿美元。考虑到这种贸易活动对野生生物资源保护的影响，1963 年国际自然和自然资源保护同盟（IUCN　现称世界保护同盟）就开始号召制订一个国际公约来控制稀有濒危野生物种及其产品的贸易。为此该组织进行了大量的准备和公约起草工作（范志勇　1987a，b）。

《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES，简称华盛顿公约）是 1973 年 3 月 3 日在美国华盛顿召开的缔结该公约全权代表大会上通过并向世界各国开放签字的，于 1975 年 7 月 1 日生效。目前已有 128 个国家批准签署或加入，中国是在 1980 年联合国及公约秘书处驱逐台湾当局后加入该公约的，并于 1981 年 1 月 8 日向公约保存机构——瑞士联邦政府交存了加入书，同年 4 月 8 日起公约对中国生效。

该公约由序言、25 条正文和 3 个附录组成。宗旨是通过国际合作采取许可证制度保护有灭绝危险的野生动植物，使其不因国际贸易而遭到过度开发利用。在所有国际野生生物保护条约中，该公约可能是最成功的一个。这主要归功于它制定的基本原则为绝大多数国家所接受，以及它具有比其他许多条约更有效的履约机制（Wijnstekers　1995）。

公约控制着 3 个附录中野生动植物的国际贸易。①列入附录一的物种（包括标本、产品及其衍生物)：缔约国间的合法贸易只能出于非商业贸易目的；②附录二中的物种：原则上可以进行国际间商业贸易目的的活动，但不能危及到该物种的生存和持续利用；③附录三物种的贸易：该物种分布的任一缔约国都可以提出限制或防止其开发利用，并需其他缔约国合作控制其贸易活动。

公约附录一列入了所有受到或可能受到贸易影响而有灭绝危险的物种，对其贸易必须加以特别严格的管理，以防止进一步危害其生存。只有满足公约规定的特殊条件才能进出口，而且进出口国的 CITES 科学机构应进行监督，以保证这种活动的非商业贸易目的。进口应事先获得并交验进口国进口许可证，出口国核发出口许可证；出口应事先获得并交验进口国进口许可证，出口国核发出口许可证；再出口则应事先获得并交验再出口证明书；海上引进应事先获得引进国发给的证明书。

公约附录二列入了所有目前虽未濒临灭绝、但对其贸易不严加管理就可能面临这种威胁的物种。其贸易必须有效控制，以防止不利其生存的利用，只有满足公约规定的各项要求才能进行贸易。出口国的 CITES 科学机构应监督其出口实际情况，并确定这项贸易不会对野生种群造成危害。进口需获得出口国出口许可证或再出口证明书；出口要得到出口国出口许可证或再出口证明书；海上引进要有引进国发给的证明书，并只有在引进国的 CITES 科学机构与有关国家的科学机构或者必要时与国际科学机构进行磋商后在不超过一年的期限内全部如期引进才能签发。

公约附录三列入了任一缔约国出于保护目的，在其管辖范围内认为应遵循公约规定需进行管理以防止或限制开发利用、并需其他缔约国合作控制贸易的物种。出口应获得提出国签发的出口许可证，进口应提交出口国签发的出口许可证或原产地证明书，再出口需要再出口证明书。

公约也同时鼓励各缔约国采取比公约规定更严格的管理措施，如中国就将不产于中国的附录一和附录二中的动物物种分别认定为国家一级和二级重点保护野生动物；出口国家重点保护的野生动物及其产品，以及国际公约所限制进出口的野生动物或者其产品的进出口，必须取得允许进出口证明书，海关须查验后放行。

为了提高公约实施的效率和合理性、科学性，特别规定了以下贸易限制豁免。一是限制贸易的各项规定不适用于过境或转运；二是进出口国均确认该物种标本的获得是在公约规定对其生效前，并有为此签发的证明书；三是作为个人或家庭财产的物种标本（但公约明确规定的情况除外）。公约中贸易限制规定对以上特例不适用。

在附录一物种中，为商业目的而圈养繁殖的动物、为商业目的人工培植的植物，可以视为附录二物种对待，其产品或衍生物的商业性出口可以管理机构出具的证明书代替规定要求的许可证，但以此为目的的繁殖或培植机构必须申请注册并得到大多数缔约国的同意。在缔约国管理机构注册的科学家或科学机构之间进行附录物种非商业性活动不适用贸易限制的各项规定，但必须附以管理机构出具或批准的标签。各国管理机构可不按附录物种贸易限制的各项规定，许可巡回动物园、马戏团、动物展览、植物展览或其他巡回展览的动植物或其标本在没有许可证或证明书的情况下运送，但必须符合公约规定的豁免要求。

公约要求缔约国采取相应措施执行公约管理规定，禁止违反公约规定的贸易行为，处罚违约活动，没收违约贸易物品或退还出口国。对依约执行没收活动所发生的一切费用，缔约国可采取任何办法内部补偿。为便于通行，缔约国可指定这类贸易进出口岸，并在运输、转运、过境或扣留过程中按国际标准要求进行妥善照管，尤其是活标本更要保证其健康，以减少伤亡或减少虐待。缔约国要保存附录物种贸易记录，并定期将执行公约报告提交公约秘书处。为保证公约在缔约国的有效履行，公约要求各国设立公约管理机构和科学机构。中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室和濒危物种科学委员会就是中国政府分别为此目的而设立的。

公约在瑞士洛桑设有公约秘书处，负责缔约国大会期间日常事务和为缔约国咨询、联系、安排缔约国大会提供服务，准备、起草文件和决议。当秘书处据所获资料或情报确信某一物种因贸易正受到不利影响，或公约规定没有有效贯彻时，应该把这些消息通知该缔约国或其授权管理部门，缔约国在其法律允许范围内尽快将有关事实通知秘书处，并提出适当的补救措施，有关情况将提交下届缔约国大会审议。公约最高权利机构是缔约国大会，一般每两年一次，内容十分广泛，包括审定秘书处预算、审议提交大会的文件、通过或否决提案和修改附录。为了很好地开展工作，缔约国大会还成立了几个委员会，其中常务委员会最重要，在缔约国大会休会期间负责完成保障缔约国利益的必要任务。

14.2.3 《保护野生动物中迁徙物种公约》

1972 年的斯得哥尔摩联合国环境大会第 32 项建议认为，各国政府应考虑制定国际公约，以保护那些生活在公海或在国家间迁徙的物种。因为这些物种不能在整个迁徙过程中都得到保护，因此严重地影响了人类为保护或恢复其种群而作的各种努力。为此，1979 年 6 月 23 日在德国波恩诞生了《保护野生动物中迁徙物种公约》(简称波恩公约）并开放签字，于 1983 年 11 月 1 日生效。目前已有 50 多个国家加入，39 个国家批准缔约。

该公约由序言、20 条正文和两个附件组成，其宗旨是保护迁徙物种，并严格保护整个或大部分面临灭绝危险而列入附件一的迁徙物种，鼓励并促进就保护和管理附件二所列迁徙物种使缔约国间达成协议。附件一迁徙物种的分布国应禁止捕捉该种动物，除非是为了科学研究或繁殖和恢复其种群的目的，或者传统上就以猎取该物种维持生存的。捕捉时不得造成对相关种的破坏，并要就此通知公约秘书处。附件二包括尚未受到良好保护并需要通过国际协定予以保护和管理的迁徙物种（必要时可同时列入附件一），并要求分布国全力达成保护这些

物种的协议。公约规定缔约国可制定更严格的国内措施来保护附件所列迁徙物种，或制定保护未列入附件的迁徙物种的国内措施。

公约缔约国大会是公约的决策机构，责任包括建立和检查公约财政制度，制定预算，审议履约情况和列入及未列入附件中的迁徙物种状况和保护进程。此会最少每 3 年召开一次。缔约国会议下设有科学委员会，其作用是向缔约国会议提供咨询、推荐、组织和促进对迁徙物种保护的研究、建议，并对附件所列物种进行增补。

14.2.4　《关于特别是作为水禽栖息地的国际重要湿地公约》

湿地是地球上一类生产力最大的生命支持系统，保护它们对生物、水文和经济等方面都十分重要。但在近几十年，世界许多地区的湿地正受到开垦、挖掘和污染的破坏，湿地丧失的速度相当惊人（林业部野生动物和森林植物保护司　1994）。为此，以国际水禽研究局(IWRB)为主的一些保护机构召开了一系列阻止湿地破坏趋势的国际会议，《关于特别是作为水禽栖息地的国际重要湿地公约》(也称拉姆萨公约)就是在这样的背景下产生的第一个以生境为保护对象的条约。该公约 1971 年 2 月 2 日在伊朗拉姆萨通过，1975 年 12 月 21 日生效，现有 80 个缔约国。中国于 1992 年 2 月 20 日递交加入书，同年 7 月 31 日生效，并有 6 个湿地保护区列入国际重要湿地名录。

该公约由序言和 13 个条款组成。其宗旨是承认人类与环境的相互依存关系，通过协调一致的国际行动确保作为众多水禽繁衍栖息地的湿地得到良好的保护。为了这个目标，公约承认季节性迁徙水禽可能超越国界，应被视为国际性资源；规定了湿地的范畴，并以此为公约的适用范围；建立了国际重要湿地名录，鼓励并要求各国尽量列入重要湿地，尽可能多地包括各类国际重要湿地类型，以引起国际社会重视，创造国际合作机会，建立重要湿地保护和持续合理利用机制，促进名录中湿地的保护并进而推动湿地类型保护区的建立；要求各国制定并实施计划，尽可能地合理利用境内的湿地，并考虑建立综合的国家政策以助于湿地的合理利用；要求缔约国无论湿地是否列入湿地名录，都应设置保护区；鼓励研究湿地及其动植物，促进培训能胜任湿地研究、管理和监察的人员，重点是在发展中国家；确立行动重点，促进国际合作，设立湿地保护基金，特别要发挥向发展中国家提供湿地保护专项援助；通过通报制度，要求缔约国就其境内已列入国际湿地名录的湿地，在其生态特征因技术发展、污染和其他人类活动干扰已经改变、正在改变或将要改变时，应相互通报，并通报公约管理机构，以便国际社会监督，使其影响减少到最小；建议所有缔约国应至少在每次缔约国大会前 6 个月向管理机构递交一份详细的政府报告。

公约的最高权利机构是缔约国会议，每 3 年召开一次。为采取后续行动和实施缔约国会议的决定，并监督公约协调局的活动，公约设有常务委员会。协调局是公约活动的日常协调机构，总部设在瑞士。缔约国会议设有科学技术委员会，以承担常务委员会交办的技术、标准、项目、计划的审查和咨询。1993 年第五届公约缔约国会议建议各国设立国家委员会，以促进和保证湿地保护事业。

14.2.5　《保护世界文化和自然遗产公约》

该公约于 1972 年 11 月 16 日在联合国教科文组织全会上通过，1975 年 12 月 17 日生效，简称世界遗产公约。中国于 1985 年 11 月 22 日决定接受此公约，1986 年 9 月提交了首批遗产清单，已有 10 处文化和自然遗产列入《世界遗产目录》。

该公约由序言和 38 条正文组成，其宗旨是为国际社会集体保护具有重大价值的文化遗产和自然遗产建立一个长久性的有效制度。为保护这些具有“著名国际价值”的文化和自然区域，成立了世界遗产委员会，并建立了帮助实现其宗旨的世界遗产基金，颁发了《世界遗产目录》和《世界濒危遗产目录》。世界遗产委员会负责确认具有著名国际价值的文化和自然区域，并将其列入《世界遗产目录》。如果该遗产受到严重威胁，还应将其列入《世界濒危遗产目录》。委员会还负责利用遗产基金的财力保护那些已列入或将要列入《世界遗产目录》的区域。公约要求每个缔约国承担尽力保护世界遗产目录中所指区域的法律责任。《世界遗产目录》为一些世界特别著名的自然生境得到国际承认提供了可能，而世界遗产基金又为发展中国家保护这些区域提供较多的财政和技术援助的可能。

可列为自然遗产的区域是：从美学或科学角度看，具有突出普遍价值的自然和生物结构或这类结构群组成的自然地貌；从科学或保护角度看具有突出普遍价值的地质和自然地理结构以及明确划为受威胁的动植物栖息区域；从科学、保护或自然景观角度看具有突出普遍价值的天然名胜或明确划定的自然区域。对于第二条定义又特别指出必须是地质演变、生物进化、人类与自然环境相互作用的重要阶段或重要事件的著名典型代表，包括有无法比拟的自然现象、构造或特征的综合体，如重要的生态系统、特殊的自然景观区域、具有世界价值的著名动物和植物濒危物种的最重要和最有意义的自然生境。虽然世界遗产公约不像其他野生生物公约那样具有广泛的范围，但它为保护独特的野生生物生境和最重要的典型生态系统提供了极好的机会。

公约规定缔约国有责任保护其领土内《世界遗产目录》指定的区域，并保证这些遗产的确定、保护、保存、展示和传于后代，适当的时候可以得到国际财政、艺术、科学和技术的援助和协助。公约要求缔约国为保护这些遗产制定总纲领、综合计划，建立机构，配备人员，开展科学技术研究，实施消除或减缓威胁的方案；采取必要的法律、科学、技术、行政和财政手段来保护遗产，并建立介绍和培训中心。在尊重所在国遗产主权和立法规定的基础上，承认这类遗产是世界遗产的一部分，因此国际社会有责任进行合作保护，并进而强调世界遗产的保护应理解为建立一个旨在支持公约缔约国保存和确定这类遗产的国际合作和援助系统。

公约规定建立世界遗产基金并在联合国教科文组织内设立一个政府间机构——世界遗产委员会，其职责是根据各国递交的遗产清单来制定、更新《世界遗产目录》和《世界濒危遗产目录》，确定标准，筹集和管理世界遗产基金，接受并审定缔约国提出的援助申请。中国于 1991 年当选为该委员会委员。世界遗产基金的来源有捐款、基金利息、基金活动收入和基金条例认可的其他资金。基金只能用于世界遗产委员会确定和批准的项目。

14.2.6 其他野生生物保护条约

涉及到野生生物保护的国际条约还有很多。保护南极环境与生物资源的有《保护南极海洋生物资源公约》、《保护南极海豹公约》、《保护南极动植物议定措施》、《关于环境保护的南极条约议定书》等；其他地区性条约有《西半球自然保护和野生生物保护公约》、《保护自然和自然资源非洲公约》、《保护欧洲野生生物和自然生境公约》、《亚洲和太平洋区域植物保护协定》、《丹麦、芬兰、挪威、瑞典环境保护公约》等；保护特定生物或生物类群的条约有《国际捕鲸管制公约》、《狩猎和保护鸟类的比荷卢公约》、《保护北太平洋海狗临时公约》、《捕猎海豹管理措施和保护大西洋东北、西北海域海豹的协定》、《保护北极熊协定》、《欧洲经济共同体委员会关于保护野生鸟的指令》、《保护骆马公约》等；保护海洋生物资源的有《捕鱼

与养护公海海洋生物资源公约》和《联合国海洋法公约》。除了以上列举的多边条约外，还有大量国与国间为生物资源保护和合理利用签订的双边条约，如《中日候鸟保护协定》、《中澳候鸟保护协定》，限于篇幅，就不对这些多边和双边条约一一论述了。

14.3　中国环境法概论

中国可能是世界上最早出现环境保护思想和法律规定的国家（乔清举　1996）。公元前 3 世纪的大思想家荀况在其《王制》中就有“草木荣华滋硕之时，则斧斤不入山林，不夭其生，不绝其长也；鼋鼍鱼鳖鳅孕别之时，罔罟毒药不入泽，不夭其生，不绝其长也；……污池渊沼川泽，谨其时禁，故鱼鳖尤多，而百姓有余用也；斩伐养长不失其时，故山林不童，而百姓有余食也”的论述。公元前 200 多年的秦朝的立法《田律》中就已有规定：春天二月禁止到山林中砍伐木材，禁止堵塞河道；不到夏季，禁止烧草作肥料，禁止采集刚发芽的植物、捕捉幼兽雏鸟、采集鸟卵；禁止毒杀鱼鳖、用陷阱和网捕捉鸟兽，到七月解除禁令。但是现代环境法在中国产生则比西方发达国家至少要晚一个世纪（金瑞林　1990）。

14.3.1　国家环境法的概念及特征

现代环境法在许多国家的发展已很完善了。进入 80 年代，中国在环境立法方面的发展也很快，成为法制建设中最为活跃的一个领域。但由于对环境法内涵的认可和侧重点不同，因此目前在学术上给环境法下一个精确的公认定义尚有困难。从生态学角度来看，一般认为环境法是保护人类生存空间、使人类免受各种环境扰乱而保证正常活动秩序的法律。国内各种著述中对环境法的定义大同小异，一般认为环境法是由国家制定或认可、并由国家强制执行的关于保护环境和自然资源、防止污染和其他公害的法律规范的总称（金瑞林　1990）。

环境法所要调整的是社会关系中的一个特定领域，即人们（包括组织）在生产、生活或其他活动中所产生的同保护和改善环境有关的各种社会关系，包括同保护、合理利用自然环境和资源有关的各种社会关系，以及同防止环境和自然资源破坏及污染有关的社会关系。制定环境法的基本目的是通过防止自然环境破坏和环境污染来保护人类的生存环境，维护生态稳定，协调人与自然的关系。它区别于其他一般法律的主要特征是：首先，它所保护对象的广泛性和保护方法的多样性决定了环境法是一个综合性的法律体系。它调整的不仅有人与人的关系，还有人与自然的关系，采取的法律措施涉及经济、技术、行政、教育等多种因素。其次是它的技术性。环境法调整的范畴包括人同自然的关系，因此必须遵循自然规律特别是生态学规律的要求，同时需要采取各种工程的、技术的措施对环境进行保护，这就使得环境法成为一个技术性很强的法律部类。最后，保护环境有利于全社会的利益，为此环境法所具有的社会性和公益性特征最明显地体现了法的社会职能。

环境法律关系是人与人之间的关系，但又通过人与人的关系体现人与自然的关系。法律是调整人的行为的，但调整人与人之间的关系并不是环境法的唯一目的，通过调整人与人的关系来防止人类活动对环境的损害、协调人同自然的关系才是环境法的主要目的。环境法律关系除了受社会经济关系制约外，更主要的是受人与自然关系的制约，受自然规律的制约。正是由于调整对象的广泛性和调整方法的综合性使环境法具有了其他法所不具有的广泛性和综合性的特征。

环境法律关系由主体、内容和客体三要素构成。环境法律关系的主体是指依法享有权利和承担义务的环境法律关系的参加者，在中国包括国家、国家机关、企事业单位、其他社会组织和公民。内容是指主体依法享有的权利和承担的义务，这种权利和义务的实现受到法律的保护和强制。法律关系的客体指主体权利和义务所指向的对象，环境法律关系的客体一般只有物和行为，物仅特指表现为自然物的各种环境要素，而且自然物必须是人们可以影响或控制的、具有环境功能的自然物。如太阳对人至关重要，但不是人能影响的；动物园的动物已离开自然环境而失去环境功能，则不再是环境法律关系的客体。环境法律关系的行为是主体在行使权利或承担义务时表现出的一定行为。

14.3.2 中国环境法体系

国家环境立法形式多种多样，但由于是在同一经济基础之上完成保护和改善环境这一共同任务，因此在整体上必须协调一致，形成相互联系、逻辑合理的完整体系。中国的环境法是以宪法关于环境保护的规定为基础，由环境保护基本法、自然保护法、污染防治法、土地利用规划法、环境保护管理行政规定及具规范性的相应标准所组成。

宪法中保护环境的规定是环境法的基础，是各种环境法律、法规和规章的立法依据。规定了国家环境保护总政策的宪法第 26 条是这样写的："国家保护和改善生活环境和生态环境，防止污染和其他公害。"说明环境保护是中国的一项基本国策，它为国家环境立法和环境保护活动确定了宪法基础；第 9 条 2 款规定："国家保障自然资源的合理利用，保护珍贵的动物和植物，禁止任何组织或个人用任何手段侵占或者破坏自然资源"；第 22 条 2 款对名胜古迹、珍贵文物和其他重要文化和自然历史遗产的保护也作了规定。这些规定强调了对自然和人文环境资源的严格保护和合理利用，以防止不合理开发导致环境和自然资源的破坏。

中国的环境保护基本法就是 1989 年 12 月颁布的《中华人民共和国环境保护法》，该法是在 1979 年《中华人民共和国环境保护法（试行）》的基础上修订后颁布的。它在环境法体系中占有除宪法之外的最高核心地位，对环境保护的目的、范围、方针政策、基本原则、重要措施、管理制度、组织机构、法律责任等作出了原则规定，为其他单行环境法规的制定提供了立法依据。作为一部综合性的基本法，它对环境保护的重要问题作了系统的规定。

自然保护法是环境法的主体。作为保护对象的自然物既是自然环境要素，又是自然资源，如土壤、水、草原、森林、野生动植物等。虽然在法律分类上环境法是一个独立的法律部门，而包括自然保护在内的自然资源法则归于经济法，但自然保护要求对自然环境的保护和对自然资源的保护密切结合起来，而且这也是环境保护的一个重要方面。自然保护法处在环境法和经济法的结合部，是以保护和合理利用自然资源为根本目的的，为此与环境法的关系更为密切。环境法对于自然资源的保护更侧重于将其视为一类环境要素和生态系统的组成部分，保护的目的主要在于维护其环境功能。自然保护就是保障人类赖以生存的自然环境和自然资源，使其免受破坏，以保持人类的生命维持系统，保存生物多样性，保证生物资源的持续利用。中国的自然保护法立法较快，重要的自然环境要素和资源保护立法已基本完备，在 14.4 中将作重点介绍。

污染防治法是环境法中比重最大的一类，这是因为污染问题是环境问题中最突出的部分。中国已颁布的有《中华人民共和国大气污染防治法》、《中华人民共和国水污染防治法》、《中华人民共和国海洋环境保护法》、《中华人民共和国海洋石油勘探开发环境保护管理条例》、《中华人民共和国防止船舶污染海域管理条例》、《中华人民共和国海洋倾废管理条例》、《防止

拆船污染环境管理规定》、《农药安全使用规定》、《农药登记规定实施细则》、《农药安全使用标准》、《环境噪声污染防治条例》、《固体废弃物管理法》等，这些法规构成了环境法的一大主体。

对国土整体进行利用规划，以实现工业、农业、城镇和人口的合理布局与配置，这是控制环境污染和自然资源破坏的根本途径。土地利用规划法规包括国土整治、农业区划、城市规划、村镇规划等方面，目前中国正在加强这一方面的法规建设。

14.3.3 环境管理的原则

虽然环境问题一直伴随着人类的经济活动而存在和发展，但环境管理成为国家的一项基本职能则是在 70 年代后，即环境问题成为严重的社会公害和全球性问题的时候。环境管理就是国家采用行政、经济、法律、科学技术、教育等多种手段，对各种影响环境的活动进行规划、调整和监督，目的在于协调经济发展和环境保护的关系，防治环境污染和破坏，维护人类生存的生态环境。

环境管理除遵循国家管理的一般性原则外，根据环境的特点，遵循的原则有综合性、区域性、预测性和规划协调性几个方面。环境保护的广泛性和综合性特点决定了环境管理必须采取相应的综合性措施，多种形式并用，尤其是法律、科学和经济手段综合运用才能达到科学管理环境的目的。环境问题具有明显的区域性，环境管理必须遵循区域性的原则。中国地理环境复杂，各地政治、经济、资源和人口分布差异很大，必须根据区域性的特点因地制宜地采取不同的措施。可靠的预测是科学的环境管理和决策的基础。国家对环境实行有效管理必须掌握环境状况和变化趋势，因此科学预测是环境管理不可缺少的重要内容。而全面、综合的管理措施都体现在环境规划中，环境规划是环境管理的主要内容，是实现有效的环境管理的重要方式。环境管理在各国都涉及许多部门的工作，使各部门协调、相互配合、分工协作、各司其职地完成其职责和区域内的环境管理工作是环境主管部门的重要任务。

14.3.4 环境法的基本原则

环境法的基本原则是指环境法所确认的体现环境保护工作的基本方针、政策，为国家环境管理所遵循的基本准则（金瑞林 1990）。

（1）环境保护同经济建设、社会发展相协调的原则：经济建设是国家发展的需要，但经济建设和环境保护之间的比例一旦失调，就会造成环境污染和自然资源破坏，进而影响经济的进一步发展。为防止这一突出问题的进一步恶化，国家把环境保护作为一项基本国策，制定了环境保护与经济建设统筹兼顾、同步发展的方针。这一方针的核心是协调发展，这与国际社会提倡的“持续发展”是完全一致的。中国已把环境保护纳入了国民经济和社会发展计划，同时制定了与之相协调和衔接的环境保护目标、计划、措施和指标体系。这一原则在《环境保护法》第 4 条中得到了充分的体现。

（2）预防为主、防治结合的原则：这一原则是针对中国环境问题的特点和国内外环境管理的主要经验和教训提出的。预防为主是因为环境污染和破坏一旦发生往往难以消除和恢复，甚至不可逆转，发生以后再治理则耗资巨大，经济上不合算。由于环境问题的潜在性和缓发性，加之科学技术发展的局限性，因此对环境污染的危害难以全面预测。为此，国际上对预防为主、防治结合的原则颇为重视，并将其作为国家环境管理和立法的重要指导原则。

（3）提倡、鼓励并奖励综合利用资源的原则：综合利用是指生产和消费过程中，把产生

的各种“废弃物”最大限度地再利用，将最终的遗弃物减少到最低限度，从而实现最好的经济效益和环境效益。国际保护社会对此十分重视，有些国家还提出了“废物资源化”的口号，并大力发展综合利用的新技术。作为发展中国家，综合利用对中国更有现实意义。

(4) 开发者养护、污染者治理的原则：提出这一原则的目的是要污染者、环境破坏者和资源利用者承担环境管理的责任。对自然资源进行开发利用的组织和个人有责任对其进行恢复、整治和养护，对造成环境污染的组织和个人有责任对其污染源和破坏的环境进行治理。为保证这一原则的落实，中国有关法律对自然资源的开发者规定了多种强制性的整治和养护责任，并将环境保护目标责任制落实到了各级人民政府和企事业单位，推行污染源限期治理措施，已形成了十分有效的管理体系。

(5) 环境保护的民主原则：环境的管理和环境质量的维护需要公众的广泛参与。从法律上讲，环境保护既是公民的一项权利，也是公民应尽的义务。环境资源是人类共享资源和公共财产，任何人不能任意占有、支配和损害，国家受国民的委托行使管理环境的权利。环境保护和环境质量的好坏关系到每一个人的利益，保持良好的环境是每一个人的愿望，也符合人民的利益，在这点上，个人、集体和国家的目标是一致的。环境保护的民主原则就是把政府、组织、单位和个人对环境管理的法律活动建立在人民群众广泛支持、参与和监督的基础上。

14.3.5 中国环境法和国际环境法的关系

国际环境法和国内环境法是两个互为联系但又不尽相同的独立体系。对一个国家来说，国际环境法被认为是国内环境法的组成部分，与国内环境法处于同等地位，环境法律关系主体对两者都必须遵守。国际环境法上的一些原则、制度、规则、要求等规定，应当由缔约国通过国内环境法作出具体的规定去落实和实施。国家不能用国内环境法的规定来改变已参加的国际环境法中的原则，当有抵触时最好使其无冲突。国际环境法不能干预国家按主权原则所制定的国内环境法。中国法律明确规定，缔结或参加的国际公约与国内法律有不同规定的，按照国际条约的规定，但声明保留的条款除外。

14.4 中国有关野生生物及其环境保护的法律

中国现代环境法虽然起步较晚，但进展速度却十分迅速，几乎环境保护涉及到的各方面都已有了立法或规定。在此仅对与本书关系最为密切和直接的有关野生生物及其环境保护的法律作一论述，重点介绍与野生生物保护有关的内容。

14.4.1 环境保护基本法

环境保护基本法是在有关环境保护单行法的基础上发展而来的，它是除宪法之外在环境法中占核心地位的立法，在中国就是《中华人民共和国环境保护法》。该法于 1989 年颁布并实施。保护和改善生活环境和生态环境是该法的目的之一，其所指的环境范围很广，包括大气、水、海洋、土地、矿藏、森林、草原、野生生物、自然遗迹、人文遗迹、自然保护区、风景名胜区、城市和乡村等。该法明确规定环境保护规划必须纳入国民经济和社会发展计划，国家采取有利于环境保护的经济、技术政策和措施，使环境保护工作同经济建设和社会发展相

协调。该法要求各级政府对具有代表性的各类自然生态区域，珍稀、濒危的野生动植物自然分布区域，重要水源涵养区域，具有重要科学文化价值的地质构造，著名溶洞和化石分布区，冰川、火山、温泉等自然遗迹，以及人文遗迹、古树名木等采取措施加以保护，严禁破坏；不得在风景名胜区、自然保护区和其他特别保护区域内建设污染环境的设施；建设任何污染或有潜在性污染的项目必须提交有关授权部门为该项目作出的环境影响报告书，在该报告书经相应级别的环保行政部门批准后计划部门才可批准建设项目设计任务书。开发利用自然资源时必须采取措施保护生态环境，防止植被破坏、水土流失、水源枯竭、种源减绝以及其他对自然环境造成伤害的现象。进行城乡建设应当结合当地自然环境的特点，保护植被、水域和自然景观，并加强城市园林、绿地和风景名胜区的建设。违反该法规定，使土地、森林、草原、水资源、矿产、渔业、野生动植物等资源破坏的，依照有关法律的规定承担法律责任。

14.4.2　野生生物海洋环境保护法

为保护海洋环境这一特殊类型区域及资源，中国于 1982 年 8 月 23 日颁布了《中华人民共和国海洋环境保护法》，并于 1983 年 3 月 1 日实施执行。该法的目的是保护海洋环境和资源，防止污染损害，保护生态稳定，保障人体健康，促进海洋事业的发展。进入中国管辖海域内的一切单位和个人都有责任保护海洋环境，并有义务对污染损害海洋环境的行为进行监督和检举。国家及有关省级政府可以根据海洋环境保护的需要划定海洋特别保护区、海上自然保护区和海滨风景游览区，并采取相应的保护措施。建造大中型设施必须采取措施保护水产资源，在鱼蟹洄游通道要设置过鱼设施。禁止毁坏海岸防护林、风景林、风景石和红树林、珊瑚礁。在海上自然保护区、水产养殖场、海滨风景游览区内禁止排污。各级环境保护部门应当加强入海河流的管理，防治污染，使入海河口处的水质处于良好状态。违反该法造成或可能造成海洋环境污染损害的，要按该法及有关法律规定承担法律责任。

14.4.3　野生生物陆地栖息环境保护法

野生生物广泛分布于各类生态环境中，而陆地生态环境尤为多样，为此涉及到有关陆地生态环境保护的法规也很多，大的立法就有《中华人民共和国农业法》、《中华人民共和国土地管理法》、《中华人民共和国水土保持法》、《中华人民共和国森林法》、《中华人民共和国草原法》等，有些法还有配套的实施细则。

《中华人民共和国农业法》　该法于 1993 年 7 月 2 日颁布并实施。该法的目的之一是坚持以农业为基础发展国民经济的方针，促进农业的持续、稳定、协调发展。中国的农业是采用大农业的概念，因此农业包括了种植业、林业、畜牧业和渔业。该法明确规定森林、山岭、草原、荒地、滩涂、水流等自然资源属国家或集体所有，这与中国以公有制为基础的特征相一致。为发展农业，必须合理地利用资源，保护和改善生态环境。该法要求各级政府应当制定农业资源区划和农业环境保护规划，组织农业生态环境治理，并划定基本农田保护区，实行特殊保护；国家对水土保持工作的方针是预防为主、全面规划、综合防治、因地制宜、加强管理、注重效益，加强小流域治理，控制风沙危害，预防和治理水土流失、土地沙化；禁止毁林开荒、烧山开荒、围湖造田以及开垦国家禁止开垦的陡坡地，国家保护和合理利用水、森林、草原、野生动植物等自然资源，防止被污染或破坏；农业法中对生物资源及其环境的保护规定更多地注重了原则。

《中华人民共和国土地管理法》　该法于 1986 年 6 月 25 日颁布，1988 年 12 月 29 日修

正。该法的目的之一是加强土地管理，维护土地公有制，保护、开发土地资源，合理利用土地。该法要求各级政府必须贯彻执行十分珍惜和合理利用土地的方针，编制土地利用总体规划，以国家行为确定各类土地的使用或所有权，保证全面规划、加强管理、保护土地资源；在江河、湖泊的安全区内的土地利用应当符合江河、湖泊综合开发利用规划的要求；为防止土地浪费，规定只有列入国家固定资产投资计划的或准许建设的国家建设项目才可申请用地；对于违法使用、破坏土地资源的行为作了详细的法律责任规定。

《中华人民共和国水土保持法》 该法于1991年6月29日颁布并实施，1993年8月1日又颁布了《实施条例》。制定该法的目的之一是预防和治理水土流失，改善生态环境，发展生产，并将这一工作作为各级政府的重要职责。该法要求从事可能引起水土流失的生产建设活动的单位和个人必须采取措施保护水土资源、治理水土流失；要求各级政府有计划地组织封山育林育草、轮封轮牧，防沙固沙，保护植被，禁止在25度以上陡坡地开垦种植农作物；采伐林木要采用合理方式，严格控制皆伐，采伐后要及时完成更新造林；企事业单位因工程建设造成植被破坏的，必须采取措施恢复表土层和植被，防止水土流失并负责治理；对水土保持设施和治理成果应当加强管理和保护。

《中华人民共和国森林法》 该法于1984年9月20日颁布，1985年1月1日实施。1986年5月10日又发布了《实施细则》。制定该法的目的是保护、培育、合理利用森林资源，加快国土绿化，发挥森林蓄水保土、调节气候、改善环境和提供林产品的作用；确定森林资源为全民或集体所有，明确森林资源包括林地以及林区内的野生动植物。该法规定国家对森林资源利用的保护性措施有限额采伐、征收育林费、建立林业基金等；规定植树造林、保护森林是公民应尽的义务，各级政府应组织全民义务植树并负责建立护林组织，加强森林保护，最终实现森林覆盖率达到30%的国家目标；对用材林实行消耗量低于生长量的经营原则，木材年度生产计划由国家统一制定，采伐必须申办采伐许可证；禁止毁林开垦等行为，建设活动应不占或少占林地，必须占用的需按规定办理；国家林业主管部门和省级政府应在不同自然地带的典型森林生态地区、珍贵动物和植物生长繁殖的林区及其他具有特殊保护价值的林区划定自然保护区，严加保护区内各类资源；林区内珍贵树木和具有特殊价值的植物资源也要认真保护，不经相应主管部门批准不得采集和采伐；受国家保护的野生动物禁止猎捕，有特殊需要必须按规定办理申批手续。

《中华人民共和国草原法》 该法于1985年6月18日通过，10月1日施行。制定该法的目的在于通过调整人们在草原开发利用、改善和保护中所产生的各种社会关系，保护草原生态系统和生物生产能力，最终目的是保护和改善人类环境和促进经济和社会的发展。法律所保护的客体是草原的所有权和经营权，而保护的对象则是整个草原生态系统，包括土地、动物、植物等。为保证草原的保护与经济、社会发展相协调，法中规定各级政府应当将草原保护纳入经济和社会发展计划，加强草原保护、建设和合理利用，提高草原的载畜能力。为防止草原破坏，规定要合理使用草原，防止过量放牧；草原使用者应当调整放牧强度，补种牧草、恢复植被；严格保护草原植被，禁止开垦和破坏；在草原上割灌木、挖药材、挖野生植物等等必须经草原使用者同意并经政府批准。禁止在荒漠草原、半荒漠草原和沙化地区挖砍灌木、药材和其他固沙植物。地方各级政府应当采取措施防止草原鼠虫害，保护捕食鼠虫的益虫益兽。对违反草原法的行为也规定了相应的法律责任。

14.4.4　保护区管理法

保护野生生物的最直接方式在于保护其所栖息、繁衍的环境。通过建立保护区来保护野生生物及其生物多样性，是国际上广泛采用的方式之一，在中国这是最有效的保护方式（Fan，Song　1993；范志勇，宋延龄　1994）。国际上对保护区的概念不尽相同，在中国保护区则包括自然保护区、森林公园、风景名胜区、禁猎区等。除上述有关立法中的一般性规定外，这方面的直接立法有《中华人民共和国自然保护区条例》、《森林和野生动物类型自然保护区管理办法》及《风景名胜区管理暂行条例》等。

《中华人民共和国自然保护区条例》　该条例发布于 1994 年 10 月 9 日，12 月 1 日起施行。自然保护区是指将有代表性的自然生态系统，珍稀濒危野生动植物种的天然集中分布区，有特殊意义的自然遗迹等保护对象所在的陆地、陆地水体或者水域依法划出、予以特殊保护和管理的特定区域。制定该条例的目的是为了加强自然保护区的建设和管理，保护自然环境和自然资源。自然保护区的发展规划纳入国民经济和社会发展计划，制定、实施国家自然保护区发展规划，采取有利于发展自然保护区的经济、技术政策和措施。对于典型的自然地理区域、有代表性的自然生态系统区域，珍稀、濒危野生动植物自然集中分布区，具有特殊保护或重大科学文化价值的生态综合体或自然遗迹，应当建立自然保护区；自然保护区一经批准建立不得随意改变，其撤销及其性质、范围、界线的调整或改变须经原批准人民政府的批准；单位和个人有保护自然保护区内自然环境和自然资源的义务，并有权检举和控告破坏、侵占自然保护区的行为。自然保护区内禁止砍伐、放牧、狩猎、捕捞、采药、开垦、烧荒、开矿、采石、挖沙等破坏性活动。自然保护区按其重要性和价值分为国家级和地方级，并设立相应级别的专门管理机构，管理经费由地方政府安排，国家对国家级自然保护区给予资金补助。自然保护区按其功能和管理需要，区划出核心区、缓冲区和实验区，如有必要可于自然保护区外划定外围保护带；在核心区和缓冲区内不得建设任何生产设施，实验区内不得建设污染环境、破坏资源或景观的生产设施，开展参观或旅游活动必须经主管部门批准，外围保护带建设的项目不得损害自然保护区内的环境质量。条例最后规定了违法者应承担的法律责任。

《风景名胜区管理暂行条例》　该条例于 1985 年 6 月 7 日发布实施，目的是加强风景名胜区的管理，更好地保护、利用和开发风景名胜资源。风景名胜区的特征是自然景观、人文景观集中，环境优美，具有观赏、文化或科学价值，能供人游览。按其价值、环境质量、规模和游览条件，分为国家、省和市县三级，分别由相应主管部门和人民政府划定和批准公布。风景名胜区要依法设立人民政府，对其保护、利用、规划和建设进行整体管理；没有设立人民政府的，应建立管理机构。区内土地不得侵占，古树名木严禁砍伐，一切景物和自然环境必须严格保护，不得破坏或随意改变；设施要与景观协调且不能污染环境。封山育林、植树绿化、保护好林木植被和动植物生长、繁衍是风景名胜区的主要职责之一，爱护景物、林木植被、野生动物等是区内居民和游览者的义务和责任。

14.4.5　野生生物物种保护法

保护物种是当前环境保护所面临的一个特别重要、困难和紧迫的任务（Fan，Song　1991）。这不仅由于物种是生命维持系统的基本组成单元，在生物多样性中占有核心位置，更为重要的是近代以来人类的干扰已使大量物种灭绝或濒危，这不仅危及到生物进化的过程，而

且会进一步威胁到人类自身的生存。由于物种灭绝后的不可复得性，人类将永远失去了拯救和利用这些物种的可能。物种保护法的目的在于通过调整人们在环境开发利用、改善和保护中产生的各种社会关系，保护和改善物种的生存条件，控制猎捕和采集的强度以及外来种的引入，防止人为活动引起的物种灭绝或濒危，保障经济和社会的持续发展。除上述立法中皆有对物种保护的规定外，中国在这方面的专门立法还有《中华人民共和国野生动物保护法》、《渔业法》、《进出境动植物检疫法》、《植物检疫条例》、《家畜家禽防疫条例》、《野生药材资源保护管理条例》等，以及相应的实施条例和细则，目前国家正在制定专门的植物保护管理条例。

《中华人民共和国野生动物保护法》 该法于 1988 年 11 月 8 日公布，1989 年 3 月 1 日施行。为了更有效地实施该法，我国于 1992 年 3 月 1 日和 1993 年 10 月 5 日分别发布了《中华人民共和国陆生野生动物保护实施条例》、《中华人民共和国水生野生动物保护实施条例》。该法的目的是保护和拯救珍贵、濒危野生动物，保护、发展和合理利用野生动物资源。国家对野生动物实行的方针是加强资源保护、积极驯养繁殖、合理开发利用，鼓励开展野生动物科学研究。该法规定野生动物资源属国家所有，公民有保护野生动物资源的义务；各级政府有责任管理野生动物资源，制定保护、发展和合理利用野生动物资源的规划和措施，并开展保护野生动物宣传月和爱鸟周活动，以提高公民保护意识。国家和地方政府分别制定国家和地方重点保护野生动物名录，保护野生动物及其生存环境，对珍贵、濒危物种给予重点保护。在野生动物主要栖息繁殖区域划定自然保护区，组织资源调查并建立资源档案，监测环境对野生动物的影响。在自然灾害威胁野生动物时要采取救护措施，政府补偿保护野生动物造成的损失。禁止猎捕、出售、收购国家重点保护的野生动物或其产品；因特殊情况或需要捕捉国家重点保护的野生动物需申办特许猎捕证；驯养繁殖要持有驯养繁殖许可证并凭证向政府指定收购单位出售；运输要有准运证；进出口要办理允许进出口证明书。自然保护区、禁猎区和禁猎期内禁止猎捕野生动物和从事其他影响其栖息繁衍的活动；其他情况下猎捕非国家重点保护野生动物必须取得狩猎证并限额猎捕；经营利用野生动物及其产品的，应当交纳资源保护管理费。在法和条例中对奖励、惩罚和法律责任作了详细规定。

《中华人民共和国渔业法》 该法于 1986 年 1 月 20 日公布，7 月 1 日起施行。制定该法的目的之一是加强渔业资源的保护、增殖、开发和合理利用。各级政府主管部门要按规定重点保护渔业资源品种和对其管理的渔业水域进行统一规划，采取措施，增殖渔业资源；向受益者征收增殖保护费，专门用于增殖和保护渔业资源。禁止炸鱼、毒鱼，禁止捕捞有重要经济价值的水生动物苗种，禁止围湖造田，对国家禁止捕捞的珍贵水生动物应当予以保护；不得使用禁用的工具和方法及不符合规定的网具捕捞，不得在禁渔期和禁渔区捕捞；在鱼、虾、蟹洄游通道建闸筑坝要有过鱼设施或相应补救措施；在苗种重点产区用水或引流时要采取措施保护苗种。各级政府应依法采取措施保护和改善渔业水域的生态环境，防止污染，并追究污染者和违法者的法律责任。

《中华人民共和国进出境动植物检疫法》、《植物检疫条例》、《家畜家禽防疫条例》 动植物检疫是防止外来物种的侵入而导致的物种灭绝和生态破坏、保护生态系统的重要手段。《中华人民共和国进出境动植物检疫法》于 1991 年 10 月 30 日公布，1992 年 4 月 1 日施行。制定该法的目的是防止动植物病虫害传入、传出国境，检疫范围包括进出境的动植物及其产品、装载包装物和运载工具。该法规定禁止动植物病原体、有害生物、尸体、土壤和来自疫情区的动植物及产品进入国境，国家对重大疫情传入要采取紧急预防措施，必要时对封锁疫情区

口岸。国家主管部门制定一、二类动物传染病、寄生虫病名录、植物危险性病、虫、杂草名录和禁止携带、邮寄进境动植物及产品和其他检疫物名录。属名录所列内容的一旦被检出，分别按规定销毁或退回作除害处理。进口必须持输出国的检疫证书报检，检疫合格方可入境；出口应事先报检，检疫合格准予离境；过境只在入境口岸报检，检疫合格的，出境不再检疫。违反规定的给予行政处罚；造成重大疫情的追究刑事责任。

《植物检疫条例》制定于 1983 年 1 月 3 日，1992 年 5 月 13 日重新修订发布，目的是防止危害植物的危险性病、虫、杂草传播、蔓延。凡局部地区发生的危险性大、能随植物及产品传播的病、虫和杂草都是检疫对象。国家制定检疫对象和应施检疫植物及其产品名单，地方根据需要制定补充名单。发生检疫对象的地区应划为疫区，要采取封锁、消灭措施防止植物检疫对象传出；发生较普遍的，则将未发生区划为保护区，防止检疫对象传入。列入上述名单的植物及其产品，种子、苗木和其他繁殖材料，必须进行检疫，检疫合格发给植物检疫证书，方可调出、调入，运输和邮政部门凭证承运或收寄。从国外引进种子、苗木应办理检疫；引进可能潜伏有危险性病虫植物体时必须隔离试种，证明确无检疫对象后方可分散种植。

《家畜家禽防疫条例》虽是针对家养动物的，但一些畜禽传染病对野生动物也有危害。该条例规定国家主管部门颁布畜禽防疫、检疫对象；家畜出售或转运前应经检疫，凭检疫证明出售和运输；发现严重的或当地新发现的畜禽传染病时，应将发病区划为疫区加以封锁，不得在疫区购买、运出畜禽和畜禽产品。

《野生药材资源保护管理条例》　该条例于 1987 年 10 月 30 日发布，12 月 1 日施行。制定该条例的目的是保护和合理利用野生药材资源，对野生药材资源实行保护、采猎相结合的原则，创造条件开展人工种养。国家主管部门制定国家重点保护野生药材物种名录，分三级区别进行保护、管理和适度采猎：属一级的禁止采猎，属自然淘汰的不得出口；采猎、收购二级和三级国家重点保护野生药材、物种必须持有规定的采药证并按批准的计划执行，凭采药证向有关部门申办采伐证或狩猎证，其中属于国家计划管理的品种由主管药材公司统一经营管理，出口实行限量；不得在禁止采猎区、禁止采猎期及用禁用工具采猎二级和三级国家重点保护野生药材物种。建立国家或地方野生药材资源保护区，对破坏野生药材资源情节严重、构成犯罪的，依法追究刑事责任。

第 15 章　濒危动物的非损伤性 DNA 检测

传统的遗传多样性检测方法常常都要求新鲜或冷冻的血液或组织样品，这不可避免地会惊动动物或对动物造成伤害。尤其是当我们对野生和濒危动物群体进行遗传学研究时，取样上困难较大。非损伤性 DNA 检测技术靠收集一些自然脱落的毛发等材料进行遗传学分析。这种方法不惊动动物，而且毛发能在室温下保存相当长的时间，这就使得我们对野生和濒危动物的遗传学研究成为可能。因此这一技术的出现为遗传多样性和保护遗传学研究注入了新的活力。

15.1　非损伤性 DNA 检测方法简介

非损伤性 DNA 检测技术利用动物陈旧标本、遗骸、毛发、分泌物或排泄物等提取微量 DNA，通过多聚酶链式反应（PCR）扩增出大量目标 DNA 进行遗传变异分析。非损伤性 DNA 检测方法可分为以下几个步骤：①收集实验材料；②微量 DNA 提取；③PCR 扩增反应；④DNA 多态性分析。目前，非损伤性分析方法已在若干大型珍稀、濒危动物的保护遗传学研究中得到应用（Morin 等　1994；Zhang 等　1994）。我国在这方面的研究也已开始起步。例如，我们已采用这种非损伤性 DNA 检测技术对大熊猫、小熊猫、金丝猴、中国黑冠长臂猿、亚洲黑熊等的线粒体 DNA　D-环区、细胞色素 b 基因等 DNA 片段进行了序列分析（宿兵等　1995；张亚平　1993，1994）。另外，我们还鉴定出了大熊猫的 10 个微卫星 DNA 座位，并成功地进行了大熊猫的亲子鉴定（张亚平等　1995）。

15.2　若干濒危动物的非损伤性 DNA 检测

非损伤性技术使保护遗传学的研究手段产生了革命性的突破。我们实验室自从掌握该技术以来已完成了一些工作。

15.2.1　中国黑冠长臂猿的 DNA 检测

我们收集了代表中国黑冠长臂猿 5 个不同类群 11 个个体的新鲜毛发样品和旧皮张样品（已存放 8～30 年）进行检测。

我们首先进行线粒体 DNA 控制区片段 PCR 扩增和序列分析。本实验中 PCR 扩增的目标片段为长臂猿线粒体 DNA 控制区中的约 200bp 的一段。扩增引物为长臂猿线粒体 DNA 控制区特异引物：

本章作者：吴春花，宿兵，张亚平

D182：5′ AAC　ACA　ACA　TGC　TTA　CAA　GC 3′
D380：5′ GTT　GGT　GAT　TTC　ACG　GAG　GA 3′

每一样品的扩增体积为 25μl，内含 10mmol Tris（pH8.3），50mmol KCl，0.01% Triton x100，1.5 mmol $MgCl_2$，0.2 mmol dNTP，1.2μmol 的引物，1.0 unit Taq 酶以及 10μl 模板溶液。扩增条件为：92℃下 3 分钟，接下来进行 40 个循环（55℃1 分钟，74℃ 30 秒钟，94℃ 30 秒钟），最后在 72℃保温 5 分钟。扩增得到的 PCR 产物经用 GenecleanII 试剂盒提纯后，即直接作为序列分析的模板。序列分析仪为手动式，以放射性同位素 S35-dATP 作为标记物。序列分析引物为 D182，采用美国 USB 公司的 Sequenase 2.0 测序试剂盒。最后采用 PAUP3.1.1 和 PHYLIP3.51a 数据处理软件对所得到的 DNA 一级序列数据进行聚类分析。

通过比较 DNA 序列得知，黑冠长臂猿群体中存在着丰富的序列变异。我们用最大简约法和最大似然法构建了长臂猿的分子系统树，为形态学研究报道的中国黑冠长臂猿 3 个新亚种提供了新的证据，同时，针对该类珍稀动物的保护，提出将上述的长臂猿的种和亚种作为不同的进化显著性单元（Evolutionarilly Significant　Units，简称 ESU）进行保护和管理，以保护各类群在进化史中积累的遗传变异及其进化潜力。

15.2.2　大熊猫的父系鉴定

大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）是世界上最濒危和最受欢迎的动物之一，其数量仅1 000只左右，它的保护受到了我国及国际社会的广泛重视（O′Brien 等　1994）。目前，约有 100 多只大熊猫饲养于动物园中。在繁殖季节，为了最大限度地增加母猫的受孕机会，常采用一母多雄、自然交配与人工授精并行等繁殖方式。伴随而至的问题是，由此产生的大熊猫有时具有 2～3 个有待确定的可能父亲（赵庆国，范志勇　1993）。为了评估自然交配与人工授精的相对成功率，确定生殖能力强盛的雄性熊猫以及计算圈养群体中的起源基因数，需要鉴定这些未知的父子关系（Kleimant，Roberts　1991）。O′Brien 等曾用血液蛋白电泳技术鉴定了一只大熊猫的父亲（O′Brien，Goldman　1984）。但是，这种方法受到灵敏度和样品来源的双重限制。我们建立的这种高灵敏、易于操作和非损伤性（non-invasive）的方法将使亲子鉴定技术更为实用。尤其重要的是，非损伤性途径将使研究野生大熊猫自然群体成为可能。这是计算大熊猫有效群体大小（Ne）和近亲交配系数的基础。双碱基的简单重复序列（GT/CA）n——微卫星 DNA（microsatellite）变异度极高，是确定人和动物个体间相互关系以及群体遗传学研究中最有效的新遗传标记之一（Weber，May　1989）。筛选出大熊猫特异的微卫星 DNA，建立高度灵敏、非损伤性的亲子鉴定方法，在此基础上可确定一些未知的父子关系。

首先从收集的毛发样品中提取 DNA，然后进行微卫星 DNA 的克隆及测序。我们共获得 10 个微卫星 DNA 克隆。10 个座位中，除座位 g007 外，其余 9 个座位均呈现多态性。对具有准确系谱关系的家系的研究证明，我们研究的微卫星 DNA 座位是按孟德尔方式遗传的，没有发现与性别连锁遗传的等位基因。由此确定，这些微卫星 DNA 座位是位于常染色体上。我们用大熊猫 10 个微卫星 DNA 座位确定了 3 组未知的父子关系。

来自卧龙繁殖中心的 394 号（大地）具有两个可能的父亲：298 号和 308 号。遗憾的是，我们未能获得 298 号的样品，因而也无法确定其基因型。根据等位基因分布的比较，我们未能排除 308 号这一潜在父亲。换言之，对于我们研究的所有基因座位，308 号都具有作为 394 号父亲的资格。如果假设各等位基因在大熊猫群体中的分布是随机的，根据各等位基因在大

熊猫群体中的发生频率计算，298 号具有作为 394 号父亲资格的概率约为 2%。考虑到大熊猫整个群体的大小仅1 000只左右，我们认为 308 号很可能是 394 号的父亲，相应地，298 号很可能不是 394 号的父亲。来自卧龙繁殖中心的新生大熊猫“月月”也具有两个潜在的父亲：308 号和 329 号。对于座位 g901，329 号和“月月”没有相同的等位基因，因而 329 号不可能是“月月”的父亲。而 308 号与“月月”具有相同的等位基因 162。对于座位 g009，“月月”的等位基因 101 来自母亲 230 号，而另一等位基因 103 则来自于父亲。329 号没有等位基因 103，而 308 号则有这一等位基因。也就是说，等位基因 103 只能来自于 308 号。对于座位 g001，“月月”的等位基因 152 来自其母亲 230 号，另一等位基因 144 不可能来自 329 号，只可能来自 308 号。综上所述，我们的研究结果证明：308 号是“月月”的父亲，329 号不是“月月”的父亲。

用同样的方法我们确定了大熊猫费里希梦（Zhang，Ryder　1994）的父亲是 308 号而不是 329 号。从结果也可以看出，我们从多根在室温下保存了 1～2 个月的毛发样品中获得了十分稳定的结果。这种非损伤性遗传学研究方法为研究大熊猫野生群体的遗传结构奠定了基础。

15.2.3　亚洲黑熊的 DNA 检测

我们收集了自然脱落的亚洲黑熊毛发样品，放在塑料袋里室温下保存了 7～30 天，然后采用 Bio-rad 公司的毛发 DNA 纯化试剂盒 Insta Gene Matrix 提取 DNA。操作步骤为：①剪约 5mm 长带有毛根的一段毛发，放入 0.5ml 的离心管中；②每管中加入 0.4ml 的无菌水，在旋涡器上振荡洗涤。离心 1～2 分钟，倒去无菌水；③加 250ul 的毛发 DNA 纯化试剂盒缓冲液，在 56℃下培养 40 分钟；④在旋涡器上高速振荡 30 秒钟，然后放入 100℃的恒温器或 DNA 扩增仪上加热 10 分钟；⑤旋涡器上高速振荡 20 秒钟，12 000rpm 离心 2～3 分钟；⑥吸取上清液，保存于－20℃下用于 PCR 扩增。100ul 的 PCR 反应体积加 20ul 的模板 DNA。

PCR 扩增时，用 L14841＋H15149（Kocher 等　1989；Irwin 等　1991）一对引物扩增线粒体 DNAcytb307bp 的一个片段。PCR 扩增反应条件根据厂家建议：100ul 反应体积中含有 2.5 个单位的 Tag 酶，40 个循环，95℃下变性 40 秒钟，50℃下退火 1 分钟，72℃下延伸 1 分钟（Mullis 等　1986；Mullis，Faloona　1987）。PCR 产物用 2.0%的低熔点胶回收纯化。从胶上把特异扩增带切下，加适量 STE 于 70℃下融化 15 分钟，分别用苯酚、氯仿抽提一次。用 2.5 倍体积的无水乙醇沉淀 DNA，并且放在－20℃下至少沉淀 2 小时以上。离心干燥，用适量水溶解 DNA。PCR 双链 DNA 产物可直接用于双脱氧法进行测序（Sanger 等　1977）。测序反应按照 Zhang 和 Ryder 的方法（Zhang 等　1993）进行。测序引物用 PCR 引物。测序反应产物用 6%的聚丙烯酰胺（含有 50%的尿素）胶分离，干胶后放射自显影。序列用 IBI PC/GENE 读胶器读出和相应的一些序列分析软件处理。

亚洲黑熊的毛发基因组 DNA 按上述方法提取。用不同方法提取的毛发 DNA 为模板扩增线粒体 DNAcytb 基因片段，所用引物为 L14841＋H15149。结果显示，所有的毛发 DNA 都能扩增出一条带，但与阴性对照没见扩增，与分子量标准对照扩增片段的长度约有 360bp。结果还显示，毛发 DNA 扩增结果与阳性对照几乎没有差别。根据我们的经验，毛发 DNA 可以作为模板进行 PCR 扩增。

为了证明所扩增片段是亚洲黑熊的特异 DNA 片段而不是由污染引起，我们对此片段进行了序列分析，并且把该序列与已有的序列比较（Zhang 等　1993），结果表明：我们所测序列的确是亚洲黑熊的线粒体 DNA cytb 基因序列。应用非损伤性基因分型技术，我们在不惊动

动物的情况下获得了亚洲黑熊的遗传学信息。应用 Insta Gene matrix 提取毛发 DNA 简单、快速，省去了一些繁琐复杂的苯酚、氯仿抽提步骤。

DNA 非损伤性技术的建立大大简化了采样和 DNA 提取的方法，减少了研究的费用，使从野生自然群体中获得大量遗传学数据成为可能，从而能更真实地反映各类物种的遗传背景，能为保护策略的制定提供重要的遗传学资料和依据，同时，也使科学研究同保护的观念相一致，即不再因研究需要而伤害研究对象（宿兵等　1995）。利用该技术开展对我国珍稀、濒危动物的分子进化和保护遗传学的研究，有助于揭示物种或群体的进化历史、进化潜力和未来的命运，探讨物种濒危的原因，为制订科学有效的保护措施，如采样策略、迁地或就地保护的选择提供遗传学依据。

第 16 章　白鳍豚的保护

白鳍豚（*Lipotes vexillifer*）为世界级稀有动物，属于淡水豚类，是现代鲸类中最古老的一种，具有很高的科学研究价值。目前，由于长江生态环境的变化，白鳍豚的数量急剧下降，我国有关部门和研究机构为拯救这一珍稀物种开展了大量的工作。

16.1　种群现状

白鳍豚种群是一个典型的小种群，据最近的估计，其种群数量不足 100 头（Liu 等 1994），其相应的有效种群仅 20 头左右，很可能已低于最小可生存种群的数量。

16.1.1　数量监测

尽管白鳍豚种群数量正在急剧下降，野外考察的难度越来越大，观察到白鳍豚的概率也越来越小，但我国研究者们仍不遗余力地坚持进行野外考察和监测。白鳍豚的种群数量调查和监测仍是目前和今后一个时期内野外工作的重点。80 年代以来公布的白鳍豚种群数量研究结果先后为 400 头（周开亚等　1982)、156 头（林克杰等　1985)、300 头（陈佩薰等　1987；Chen 等　1989；Zhou 等　1989)、不足 200 头（陈佩薰等　1993)、不足 120 头（周开亚等　1994；华元渝等　1994）到近年的不足 100 头（图 16-1)。虽然“众说不一”，但白鳍豚种群数量下降的趋势是明显的。表 16-1 从另一角度反映了这一趋势（陈佩薰等　1993)。1994 年以来，已很少在野外观察到超过 3 头的白鳍豚群体，观察到的白鳍豚多为分散、单独活动的

表 16-1　1985 年冬季至 1990 年春季 9 次考察的 SPUE 值

考察时间（年.月.日）	工作天数	考察地点	观察数量	SPUE（头/天）
85.11.23～86.2.2	71	长江中、下游	243～247	3.45
86.4.8～86.6.4	58	长江中、下游	176	3.03
87.2.2～87.4.2	40	城陵矶	32	0.80
88.12.2～89.1.7	19	武汉—藕池口	17	0.90
89.2.23～89.3.7	13	武汉—八仙洲	15	0.88
89.3.13～89.4.11	30	城陵矶	7	0.23
89.11.15～89.12.4	20	武汉—宜昌	1	0.05
89.11.15～89.12.14	30	武汉—长江口	6	0.20
90.2.9～90.4.7	58	城陵矶	6	0.10

本章作者：张先锋

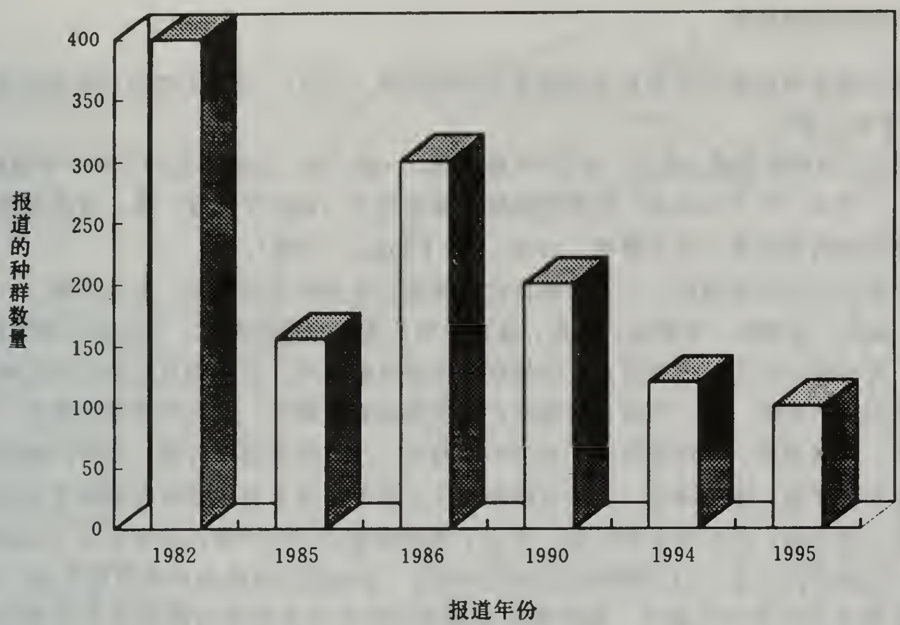


图 16-1　1982 年以来白鳍豚种群数量报道

个体。表 16-2 示 1994 和 1995 年长江中下游白鳍豚的发现记录。这些数据是中国科学院、南京师范大学、长江天鹅洲国家级白鳍豚自然保护区、长江新螺段国家级白鳍豚自然保护区和安徽铜陵白鳍豚养护场等单位经过常年野外考察后得到的数据。据此提出了白鳍豚栖息地是否已经呈斑块化或有斑块化倾向的问题。

表 16-2　1994、1995 年野外观察到的白鳍豚的最新记录

长江中游			长江下游		
日期（年．月．日）	地点	数量（头）	日期（年．月．日）	地点	数量（头）
94.9	荆沙	2～3	94.10.25； 94.11.17	湖口	1 1
94.7.8	藕池口	5	94.3.28	铜陵	3
94.4.6	新滩口	4	94.4.23～94.4.27	铜陵	3～6
94.12	陆溪口	2	94.5.2～94.5.15	铜陵	3
94.11	天兴洲	5	94.9.13～94.12.18	铜陵	7
94.3.20	鄂州	3	95.3.30	铜陵	1
95.5.4	鄂州	3	95.4.10～95.4.11	铜陵	1
95.4	南门洲	3	95.9.27	铜陵	2
95.5.10～95.5.12	藕池口	3	95.10.11	铜陵	2
95.12.11～95.12.12	石首	2～3			

16.1.2 致危因素分析

引起白鳍豚种群濒危的因素有白鳍豚自身的原因（内因），也有人类活动造成的影响（外因），后者是主要的。

内因是：白鳍豚繁殖力低下，如 6～8 龄成熟，一胎一仔，成熟雌性约 2 年一个繁殖周期，食性单一，仅食一定大小的鱼；据推测其能力相对低下（相对于江豚）等。这些是造成白鳍豚种群濒危的内在因素（冯文慧等　1986；Liu Renjun　1988）。

外因是：①过度渔捞业：一方面破坏白鳍豚赖以生存的鱼类资源，另一方面，一些有害的渔具、渔法，如滚钩、电捕鱼、炸鱼、毒鱼等均可直接伤害白鳍豚；②迅速发展的航运业：一方面，机动船只的大量增加挤占了白鳍豚生存的有限空间，机动船只发出的巨大噪声干扰了白鳍豚的声纳系统，另一方面，螺旋桨也可直接击毙白鳍豚；③水利设施的建设：沿江修筑的防洪、排涝堤坝、涵闸等改变了过去沿江湖泊、小支流的通江环境，使得白鳍豚栖息的小生境丧失或变差，像葛洲坝、三峡这样的拦江大坝等巨型水利工程对白鳍豚带来的间接影响也是不可忽视的；④长江水体污染：长江干流靠近城市的沿岸带以及南京以下江段的水质已受到一定程度的污染，在白鳍豚和江豚体内测出一定浓度的有机氯和重金属含量。另外，长江及其附近发生的农药运输车、船的翻沉事故也会给长江鱼类和白鳍豚带来灾难性的后果（Chen 等　1989，1992；Zhou 等　1989，1993）。

16.2 白鳍豚的保护对策

白鳍豚保护对策的提出始于 1985 年。1986 年 10 月，中国科学院水生生物研究所召开了首次淡水豚类生物学与保护学术讨论会，会上进一步讨论和明确了白鳍豚的保护对策。后来，在研究和实施过程中经过进一步完善，基本上形成了以下 3 个方面的保护对策。

16.2.1 白鳍豚迁地保护

鉴于白鳍豚种群濒危的特征和长江干流日益恶化的环境特点，我们认为，要在长江中下游干流环境下保护白鳍豚种群几乎已经没有希望，最有希望的途径是实施迁地保护，即将残存于长江干流的白鳍豚尽可能多地迁到环境条件与长江自然条件相似、易于人工控制和改善的半自然环境中去。通过考察，发现长江中游荆江沿岸的一些长江故道既有长江干流的环境特征，如自然的江水、鱼类，又可避开诸如航运、渔业等人类活动的影响，是理想的迁地保护白鳍豚的场所。经过进一步的分析比较后，位于湖北省境内的长江天鹅洲故道被选定为国家级白鳍豚自然保护区（图 16-2）。

建立长江天鹅洲白鳍豚保护区的设想很好地解决了长江中、下游干流经济发展与水生珍稀动物保护之间的矛盾。1987～1988 年，我们对长江天鹅洲故道进行了一年的调查，从水质理化特征、生物生产力、渔业、底质、水文、周围工农业发展、人口等角度分析论证了建立保护区的可行性。为了验证白鳍豚引进后的安全问题，1990～1995 年间又连续 5 年引入江豚进行试养。

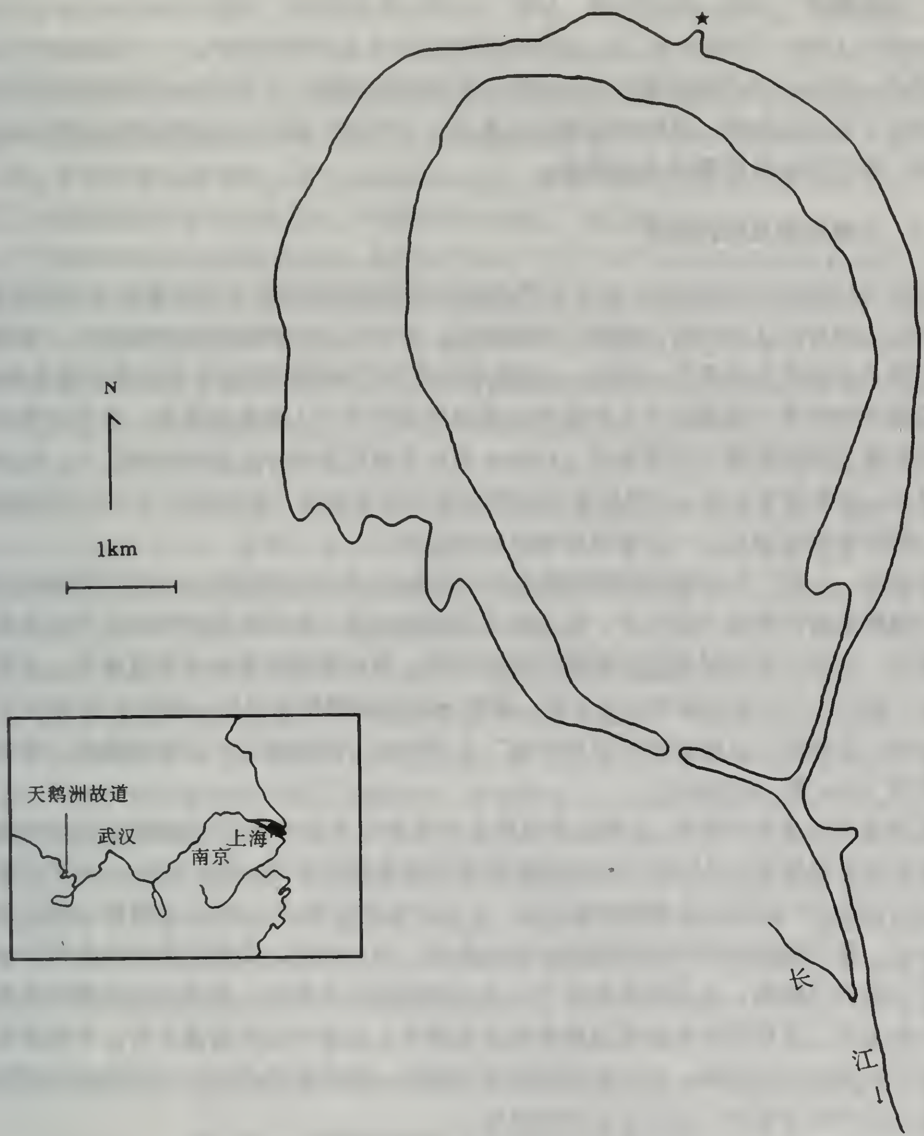


图 16-2　长江天鹅洲白鳍豚保护区示意图

16.2.2　白鳍豚在饲养条件下的研究与繁殖

尽管在自然条件下保护濒危物种是最有希望的措施，但就白鳍豚种群的状况而言，在人工饲养条件下繁殖白鳍豚具有其特殊的意义。白鳍豚的数量太少以至于在野外已很难见到，相应的研究也难以有效展开。而在人工饲养条件下，一些在野外难以或无法展开的研究则易于有效操作。基于这一指导思想，一个人工饲养下研究、繁殖白鳍豚的保护措施被列入三大保护措施中的第二项。一头唯一生活在人工饲养条件下的雄性白鳍豚——“淇淇”已在中国科学院水生生物研究所饲养达 16 年多。围绕“淇淇”的饲养，在饲养理论与技术（如食物选择，水质控制，疾病防治，血液指标监测等）、行为学、生理生化、声学和遗传学等领域开展了广

泛的研究，摸索了一套较为系统的白鳍豚饲养生物学理论和技术（刘仁俊等 1982，1987，1994；陈佩薰等 1986；陈道权等 1985，1987；官之梅等 1987；Liu Renjun 1994；Liu Renjun 等 1994）。1992 年 11 月，在中国科学院水生生物研究所内，一个较为现代化的白鳍豚馆建成，为进一步开展白鳍豚人工饲养下的繁殖和保护、为指导长江天鹅洲自然保护区的工作创造了良好的条件。现阶段的当务之急是为“淇淇”找到合适的配偶以及开展白鳍豚人工采精、精子和胚胎冷藏技术的研究。

16.2.3 白鳍豚栖息地的保护

尽管长江环境在不断恶化，而且近期内难以改变这种状况，但把白鳍豚分布相对集中、环境条件较为适合的江段划为白鳍豚自然保护区，对于保护白鳍豚现存的栖息地、延缓白鳍豚灭绝速度是有益的和必要的。同时，一旦将来白鳍豚迁地保护和饲养下繁殖取得突破性进展，长江仍然是把饲养下繁殖或半自然保护区繁殖的后代再引入的首选地点。野外考察发现，长江中游的湖北洪湖新滩口至螺山段（135km 长）有着较多的小支流和湖泊汇入，边滩、沙洲发育良好，鱼类资源丰富，白鳍豚发现的频率高于其他江段。该江段已于 1992 年被批准为国家级白鳍豚自然保护区，一个管理机构已开始工作。

应当说，上述三个方面的保护对策是符合过去 10 年的实际情况并起到了积极的作用。然而，白鳍豚的种群数量仍在减少，已经到了灭绝的边缘，原定的保护对策已不太符合变化了的新情况。目前，应适时调整白鳍豚的保护对策，使白鳍豚的保护工作更有效、更实际。同时，为了减少人力、物力和财力的分散，避免不应有的浪费和损失，我们于 1996 年 2 月在北京召开的“白鳍豚、江豚保护对策研讨会”上提出以下调整建议，并得到通过，有关措施已开始实施（Liu 等 1996）。

根据遗传学理论的推算，在半自然保护区内至少应有 20～25 头白鳍豚组成的有效种群才能避免发生近亲繁殖，保护区内的白鳍豚种群才能健康增长（Ralls 1989）。由于白鳍豚种群数量太少，即使今后拥有先进的捕捞手段，也不可能捕捉到 40～50 头白鳍豚以满足两个半自然保护区，即天鹅洲保护区和铜陵养护场的需要。另一方面，即使这两个半自然保护区都捕获到了少量的白鳍豚，也只能算是有了人为分隔的两个小群体，而孤立的小群体是逃脱不了灭亡的命运的，这样反而会加速白鳍豚的灭绝进程。从理论上和实践上看，优先建好一个半自然保护区是唯一的选择。从目前的实际情况来看，湖北省境内的长江天鹅洲白鳍豚自然保护区显然条件最为成熟，应当予以优先建成。

16.3 白鳍豚种群生存能力分析

濒危物种的种群生存能力分析是保护生物学中一个重要的研究内容。1993 年，我们根据白鳍豚的部分种群参数，并参照其他鲸类的资料，运用 VORTEX（旋涡）模型，对白鳍豚种群的生存能力进行了分析。这里将 VORTEX 模型及白鳍豚种群生存能力分析结果作一简介。

前面提到，对小种群的影响较大的是一些随机的事件。事实上除年龄外，一个有机体的一生中所有的事件都是随机的。交配、繁殖、基因在后代中的传递、疾病以及捕食等事件从种群的水平来看，均是随机分布的，个体的出现是从这些分布中的随机取样。这是小种群生物学的基本理论也是 VORTEX 模型的生物学依据。

VORTEX 模型的运算需要大量有关种群的定量和定性的参数。如种群的性比构成，不同性别的生殖年龄，不同性别和不同年龄的死亡率、寿命，现存的种群数量、婚配制度、生殖周期，以及是否存在近亲繁殖等问题。对大多数珍稀动物如白鳍豚而言，这样的定量或定性的资料往往很难准确地获得，这就需要借助已有的资料做合理的推测并借助相近的其他物种的有关资料或根据经验进行合理的估计。但是，这种推测或估计应在可能的条件下力求准确。由于这种计算机模型的敏感性，某些参数稍加改动，模拟的结果可能会相差甚远。另一方面，VORTEX 模型也能对处于不同状态下的种群进行模拟（张先锋等　1994）。

鉴于白鳍豚目前所处的濒危状态，我们仅对其在今后 100 年内的种群发展趋势进行预测。并让模型每隔 10 年给出一次种群发展趋势的预测报告。为使运算结果尽可能准确，模拟次数选为1 000次。进行模型定算时认为长江中白鳍豚属于一个种群，并认为长江中对白鳍豚种群的生存构成威胁的自然灾害仅有两种，即：①整修航道的爆炸作业和炸鱼业导致白鳍豚的死亡；②严重的化学污染事故的发生。上述两者的概率根据以前的资料均定为 10%，即每隔 10 年可能各发生一次这样的事故，每当其发生时种群分别会失掉 2%和 3%的个体。假定白鳍豚的婚配制度为“一夫多妻”制，白鳍豚开始生殖的年龄分别确定为雄性 6 龄，雌性 8 龄，寿命为 30 年，性比为 1∶1，每年约有 30%的成年雌豚怀孕并生殖，其标准离差为 20%。并假定种群现存数量在 100 头左右，长江生态环境对于白鳍豚的容纳量定为1 000头。借鉴其他鲸类的有关资料，将不同性别和不同年龄的死亡率分别按高、中、低、极低 4 种不同情形进行预测。这些死亡率随年龄和性别的分布如表 16-3 所示。由于白鳍豚种群数量过低，在模拟过程中我们考虑了近亲繁殖对白鳍豚种群的影响。VORTEX 提供了两种影响方式供选择，即隐性致死方式和杂种优势方式，模拟时选择了后者。因为该方式对被模拟物种的种群数量的减少不显著。同时参考其他物种，假定白鳍豚每一个载体有 3.14 致死当量基因。然后，按 VORTEX 模型运算的要求顺序输入计算机。分析结果见表 16-3 和图 16-3（张先锋等　1994）。

从表 16-3 可清楚地看到，死亡率随着年龄和性别的不同分布对于最后的预测结果有着非常明显的影响。当开始种群为 100，且死亡率极低（1 龄死亡率仅 30%）时，白鳍豚的种群生长率大于 0，即白鳍豚永远也不会灭绝。当死亡率随年龄和性别的分布较高时，种群数量随着时间的推移不断减少以至完全灭亡，种群灭绝的概率在 100 年内为 8.0%～99.7%。根据白鳍豚种群的现状，估计白鳍豚的死亡率极有可能在 1 龄时的死亡率达 50%～60%。根据 VORTEX 模型预测的结果，如不采取有效保护措施，白鳍豚在自然条件下几十年就会灭绝。

表 16-3　不同死亡率与野生白鳍豚种群数量的关系

单位（10 年）	死亡率（%）							
	高		中		低		极低	
	n	p	n	p	n	p	n	p
10	55	1 000	72	1 000	89	1 000	114	1 000
20	29	1 000	51	1 000	79	1 000	131	1 000
30	16	992	37	1 000	70	1 000	149	1 000
40	9	861	26	997	61	1 000	169	1 000

注：开始种群数量 100 头；n 为种群大小；P 为每隔 10 年在 1 000 次模拟中种群生存的次数。

续上表

单位（10 年）	死亡率（%）							
	高		中		低		极低	
	n	p	n	p	n	p	n	p
50	6	586	18	967	53	1 000	193	1 000
60	5	291	13	898	46	997	218	1 000
70	4	116	10	735	39	990	246	1 000
80	3	40	8	563	34	978	279	1 000
90	3	11	7	392	29	959	312	1 000
100	3	3	7	231	25	920	348	1 000
r（LM）*	−0.07		−0.04		−0.02		+0.01	
MTE**	4.6		77.0		86.3		N/A	

注：* r（LM）为 Lesle 矩阵区（随机的）种群生长率；* * MTE 为种群灭绝的平均时间。

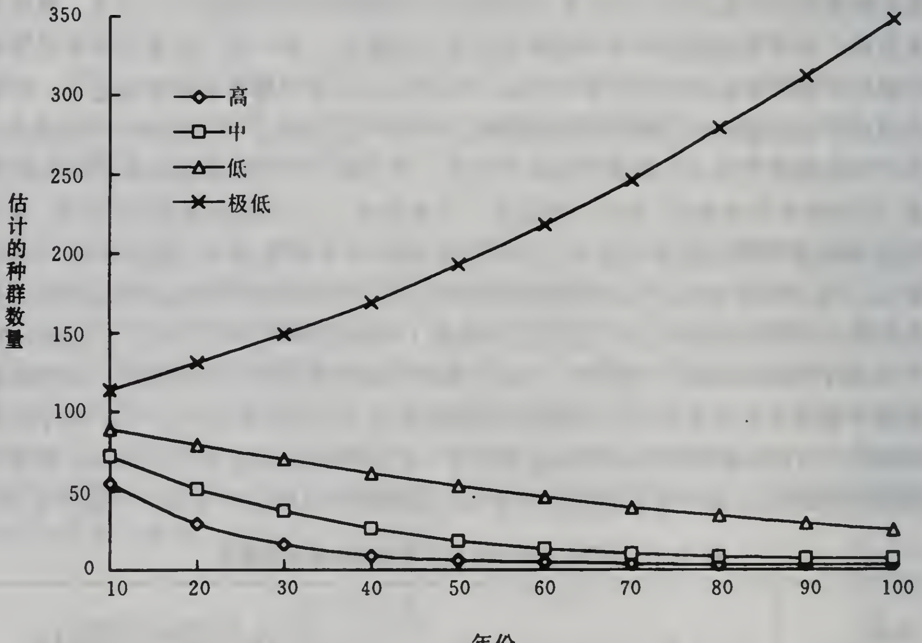


图 16-3　100 年内不同死亡率下白鳍豚种群数量估计（开始数量：100 头）

16.4　亟待研究的问题

保护生物学的核心是保护生物多样性。就我国长江白鳍豚保护生物学而言，在生物多样性的 3 个层次中，其研究主要限于个体水平。群落和生态系统的概念和原理尽管已被广泛接受，但在这些层次上的研究受条件所限，尚缺乏系统的研究和综合分析。目前一致认为，鲸

类和豚类动物是体现它们所处的生态系统健康状况的最好的指示生物。为何像白鳍豚一类濒临灭绝的水生动物多处于水生系统中食物链的终极阶段或能量金字塔的顶点？解释、解决这个问题恐怕只能从生态系统的角度来考虑了。此外，对白鳍豚的一些特殊过程、现象缺乏研究。如一些物理、化学信息可能对白鳍豚起着控制、诱导、告警、集群、辨别宗族等作用。灵敏的回声定位系统、灵敏的化学感受作用可以弥补白鳍豚在混浊、黑暗的环境中视觉功能的不足。如何利用物理的（如声信息）和化学的信息素来引诱和捕捉白鳍豚？这方面的工作尚未开展。在理论研究和实验手段方面也是定性描述多，定量化研究不足，如白鳍豚种群数量迄今尚有较大的争论，这方面有待继续努力。

根据保护生物学的原理和工作方法，从我国国情出发，我们认为白鳍豚保护生物学应着重研究以下几个方面的问题，通过研究为延缓由于人类活动而加速了的白鳍豚种群消亡过程和减慢长江江豚种群数量下降速度来寻求最佳对策，促进我国保护生物学理论和技术的发展。

栖息地保护是防止物种灭绝最根本的方法，应对白鳍豚现有栖息地的生态系统和生物多样性进行长期的研究、监测。研究栖息地的类型、大小及被分割成碎片的生态学后果。研究已建的白鳍豚保护区边缘效应对白鳍豚及生物多样性的影响，改善栖息地和保护区内生物资源管理。

长江天鹅洲白鳍豚保护区接纳白鳍豚迁入的条件已经完全成熟，一头白鳍豚已经引入。当务之急是尽可能多、尽可能快地把白鳍豚从长江干流迁入天鹅洲故道，建立半自然条件下的白鳍豚养护种群，或叫做饲养种群，并从养护管理、遗传管理及种口（demographic）管理 3 个方面做好养护种群的管理工作。保证白鳍豚在半自然条件下存活，并促进其繁殖，尽可能多和尽可能久地保存养护种群的遗传变异和遗传多样性，并充分保护其有效种群大小，避免过多的近亲繁殖。利用蛋白质电泳、mt DNA 限制酶分析及 DNA-finger printing 等技术建立饲养群体的家族和谱系记录。这一层次的研究也丰富了生物多样性中基因水平的工作。同时也要适当控制养护种群的数量，调整其年龄结构和数量波动，有计划地替代衰老个体。条件成熟时迁出部分个体，使养护种群维持在相对稳定的水平。

加强饲养条件下白鳍豚繁殖技术的研究。研究白鳍豚精子采集、低温保存、胚胎移植和人工授精等技术；研究白鳍豚的生殖规律，为自然和半自然条件下的白鳍豚栖息地保护提供依据。

长江中、下游干流除白鳍豚外，还生活着另一种豚类，即江豚。江豚除分布在长江中、下游外，在我国黄海、渤海、东海、南海沿岸均有分布。日本、韩国、印度尼西亚沿岸海域和印度洋沿岸也有江豚的分布。而长江江豚是个相对独立的群体，有人甚至认为它是个可能的独立种（王丕烈　1992；Gao 等　1993）。长江江豚的种群数量约为2 700头（张先锋等　1993）。因为长江江豚是白鳍豚重要的生物环境之一，故研究两者之间的关系对白鳍豚和江豚的保护都有积极的意义。应在过去研究的基础上，从白鳍豚和江豚两者种间关系（如食物、空间、行为关系等）入手，从某些器官的结构与功能、食性及摄食行为、栖息地空间特征及家域、繁殖及繁殖行为、视觉能力和声能力及声行为、生长模式、种群结构与数量、种群生存能力评估等方面研究两者间的关系，定性、定量评价两者的异同。

此外，在开展白鳍豚声纳系统工作机理的研究时，应着重研究白鳍豚被船只螺旋桨击毙的机理，并进一步探讨白鳍豚味觉、嗅觉的灵敏度。

第 17 章　中国保护大熊猫及其栖息地工程

中国是一个发展中国家，人口众多，自然资源相对贫乏。在漫长的开发历史中，大部分自然景观已被改变或被破坏。人口增加、经济发展与自然保护之间的矛盾尤为突出。栖息地破坏和片段化成为中国一些兽类数量减少、分布区面积缩小、濒临灭绝的最重要的原因（Fan 等　1991；宋延龄　1993；徐学良　1993；周开亚　1993）。许多为保护濒危物种而建立的自然保护区被大面积的已开发地区所包围，成为“生态孤岛”。即使是在同一山系、相同自然景观和为保护同一物种而建立的保护区之间，也被森林采伐迹地、居民生活区或其他的人类生产活动区隔绝，使被保护物种在保护区之间的必要迁移受到限制。受到保护的物种在其分布区内被分割在互不相连的保护区内，形成一个个孤立的小种群。遗传漂变和近交使种群的遗传多态性降低，使人类挽救其濒危状态的努力受到影响(Meffe 等　1994；O'Brien 等　1994a；Ralls 等　1986)。在我国，栖息地片段化已成为保护大熊猫这一濒危物种的严重障碍(林业部，WWF　1989a)。

17.1　大熊猫分布的变迁和现状

大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）是仅分布于中国的珍贵孑遗物种。它既是中国的国宝，也是世界自然历史遗产的重要组成部分。300 多万年以前，大熊猫曾广泛分布于东亚的许多地区。从北至北京周口店，南至缅甸、越南的许多地区都发现过大熊猫的化石（朱靖等　1983；Le Van Thue　1984）。在有文字记载的历史上，大熊猫的分布范围在中国黄河以南还是连成一片的（图 17-1）（文焕然等　1981；胡锦矗　1981；何业恒　1989）。由于人类的狩猎、大规模的农业垦荒以及伐木活动，尤其是近几十年内发生的这类开发，严重地破坏了大熊猫的栖息地，使其现在的分布区仅局限在中国的青藏高原东缘、四川省和甘肃省境内的岷山山脉、四川省的邛崃山、大相岭、小相岭、凉山和陕西省的秦岭的部分地区（胡锦矗　1985；MOF，WWF　1989a；Schaller　1993)。在 70 年代大熊猫的分布区包括了 45 个县，栖息地面积约为 25 000平方公里（MOF，WWF　1989b）。

中国政府为保护大熊猫投入了巨大的人力和物力。早在 1963 年就建立了 4 处以大熊猫及其栖息地为保护对象的自然保护区，70 年代又增建了 9 个大熊猫的保护区。为了进一步采取有效的保护措施，中国林业部与有关方面合作，在 70 年代和 80 年代组织了两次大规模的专项调查，掌握了大熊猫种群和栖息地的变化状况（MOF，WWF　1989a)。70 和 80 年代初，大熊猫分布区内竹类两次大面积开花枯死，严重影响了大熊猫的生存，为此各级政府都成立了领导小组，组织抢救野外病、饿的大熊猫。自 80 年代起，林业部会同中国科学院和大专院校的野生动物学家与世界野生生物基金会（WWF）合作，对大熊猫进行了为期 10 年的研究，

本章作者：范志勇，宋延龄

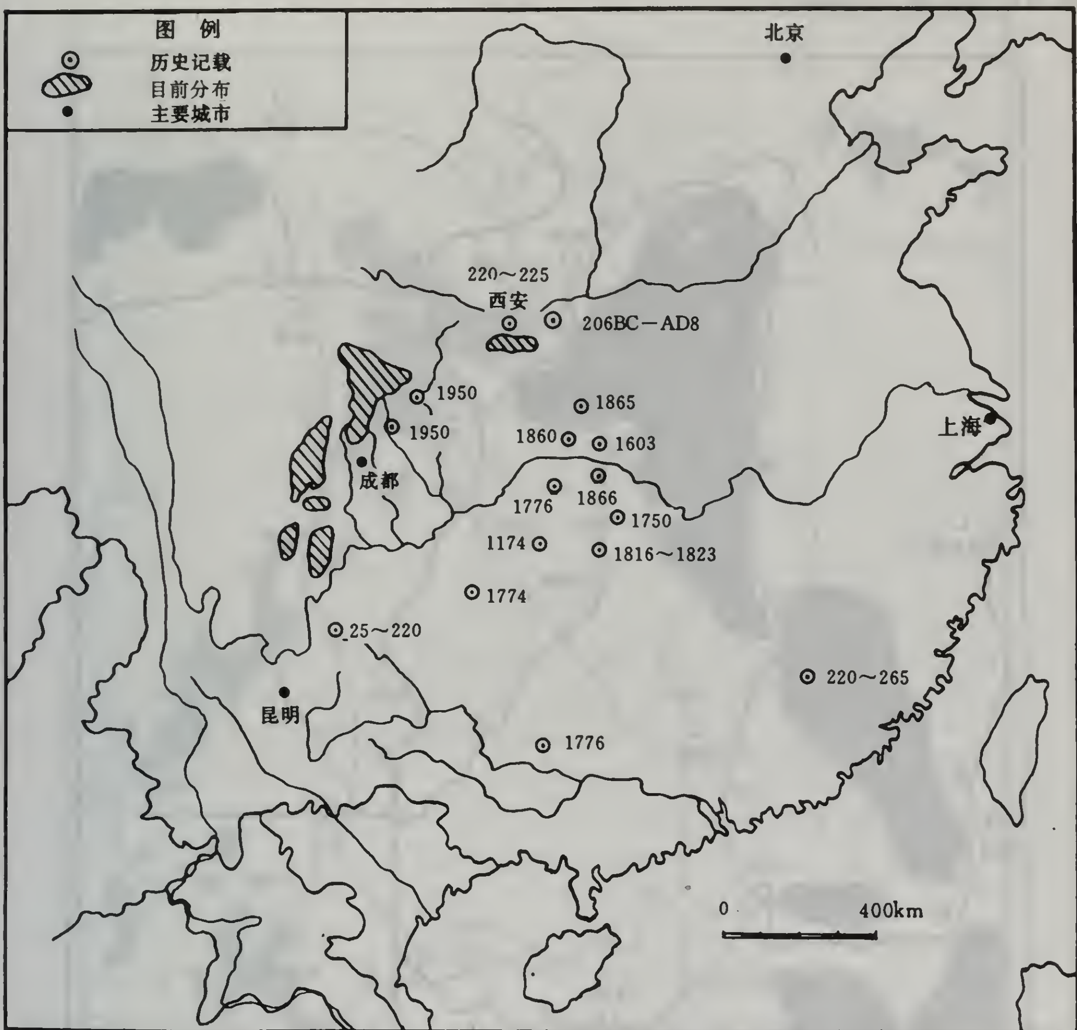


图 17-1　大熊猫的历史分布

并在该合作研究的基础上共同编制了《中国大熊猫及其栖息地保护管理计划》(MOF，WWF　1989b)，为大熊猫的保护与管理提供了科学的依据。中国各级司法部门也做了大量工作，对猎杀大熊猫和倒卖、走私大熊猫皮的犯罪活动给予严厉的打击，为大熊猫的保护工作作出了重要的贡献。

尽管中国在大熊猫的保护方面作出了极大的努力并取得了一些成效，但是这些努力与成效均未能遏制住大熊猫种群数量下降和栖息地破坏与片段化的恶化趋势。80 年代进行的野外调查表明，林业采伐、农耕垦荒等人类的生产活动不仅使得大熊猫的栖息地面积由 70 年代的 25 000km^2 减少到13 900km^2，熊猫分布的范围也由 45 个县减少至 34 个（图 17-2，图 17-3）（林业部，WWF　1989b）。更为严重的是，这些现存的栖息地被割裂成十几个相互隔绝的小区，1 000多只大熊猫被道路、河流、森林皆伐地区、农田和人类居住地分割成 20 多个小群体，有的小群体仅有 3～5 只大熊猫（MOF，WWF　1989a）。这些小种群对影响种群数量变化的随机因素十分敏感，极易在局部地区灭绝。栖息地的片段化也限制了熊猫群体间的基因交流，加速了因近交和遗传漂变造成的种群遗传多态性降低的速度，给大熊猫种群的恢复造成了困

难（O′Brien 等 1994a，b）。



图 17-2 70 年代中期中国大熊猫栖息地分布图

17.2 中国大熊猫栖息地工程概要

人类在发展自己的物质文明的过程中将大熊猫这一珍贵的物种推到了灭绝的边缘，为此必须采取有力的拯救措施来促进其种群的恢复。《中国保护大熊猫及其栖息地工程》（以下简称《保护工程》）就是中国政府这种决心与能力的体现。这一《保护工程》是在上述《中国大熊猫及其栖息地保护管理计划》的基础上增加和修改了部分内容后制订的。该《保护工程》的

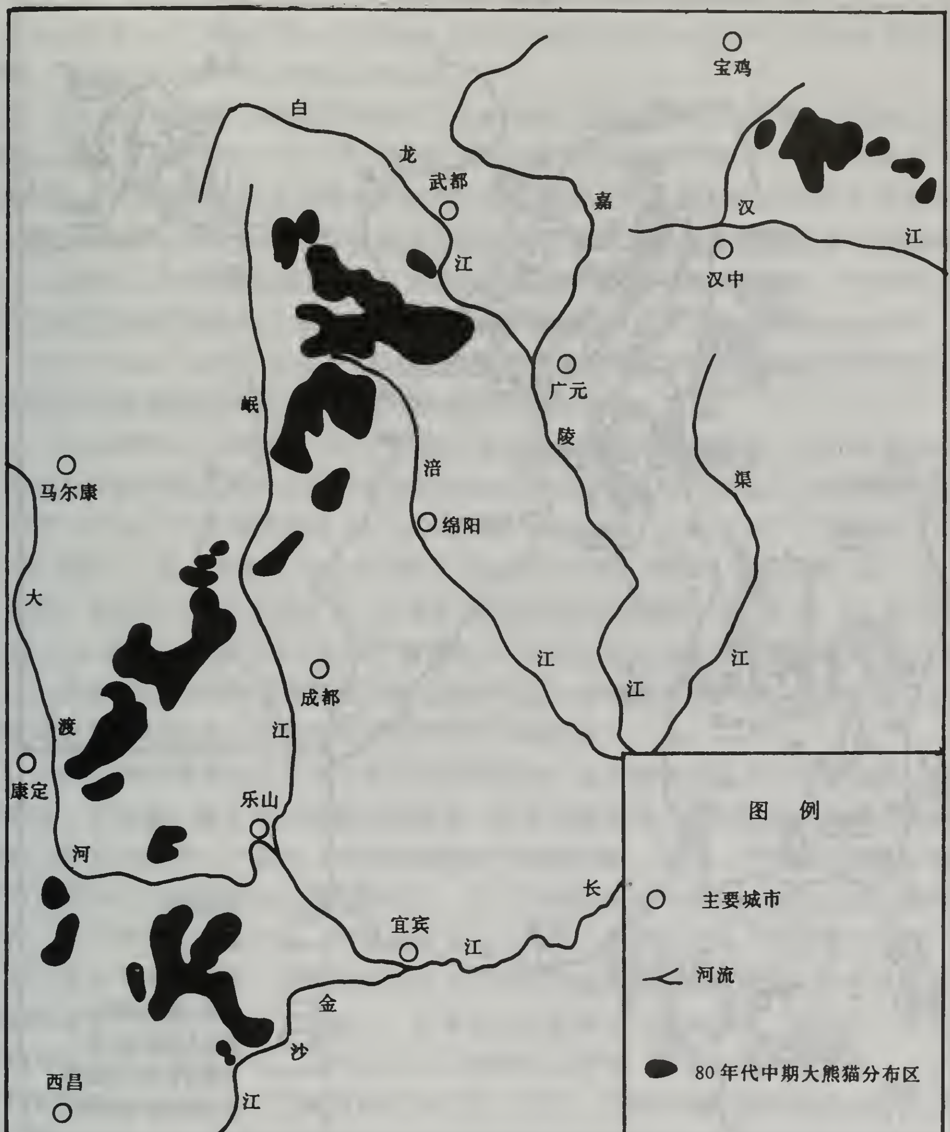


图 17-3　80 年代中期中国大熊猫栖息地分布图

实施将从根本上缓解栖息地片段化给大熊猫带来的困境，遏制大熊猫栖息地丢失的趋势，并进一步恢复和发展大熊猫潜在的栖息地，为其生存创造必需的条件，进而促进大熊猫种群的恢复和发展（范志勇　1994）。

《保护工程》主要包括以下 5 个方面的内容（图 17-4）：

（1）完善已建立的 13 个保护大熊猫的自然保护区的建设与管理：以往的实践证明，自然保护区在大熊猫的种群及其栖息地的保护中发挥了重要的作用。60 至 70 年代建立的 13 个以大熊猫为主要保护对象的自然保护区占地总面积5 830km²，约有 350 只大熊猫生活在面积为3 751km² 的适宜栖息地中。自保护区建立以来，不但大熊猫的栖息地得到了有效的保护，生存于其间的大熊猫数量也基本上维持稳定（Fan，Song　1993）。在保护大熊猫的实践中，这



图 17-4 保护大熊猫及其栖息地工程项目分布图

些保护区均已建立了管理机构并制定了大熊猫的管护措施，对偷伐林木和盗猎野生动物的事件积极查处并坚决打击，为大熊猫野外种群的保护作出了贡献。《保护工程》的实施将加大对这些保护区的投资力度，在完善保护区的基本建设、建立保护区的监测体系和巡护网络、提供巡护的交通工具、改善保护区工作人员的生活和工作条件、进一步发挥其在大熊猫保护上的主导作用的同时，将现居住于保护区核心区靠保护区的生物资源从事生产活动的2 600多居民迁出保护区，以减少人类活动对大熊猫种群正常活动与迁移的影响，促进熊猫个体在种群间的交流。为保护大熊猫而采用移民的措施，这在我国濒危物种保护工作中还是第一次。

（2）在大熊猫的集中分布区和重要栖息地新建自然保护区：《保护工程》将新建立 14 个大熊猫自然保护区。这些保护区将覆盖大部分重要的或处于已建保护区连接地带的大熊猫栖

息地，这将使得几个大熊猫主要分布区连成几个大片。这 14 个新建保护区有 11 个建在四川省，1 个在甘肃省，2 个在陕西省。保护区建立之后将对总面积为4 242km² 的陆地面积进行有效的保护，其中2 479km² 是大熊猫的栖息地。

（3）建立保护走廊带，将大熊猫保护区连成网络：为解决现存大熊猫栖息地被公路、村镇、农田、森工企业分割成片段，使大熊猫小群间无法进行基因交流的问题，在实施《保护工程》的过程中，将在相互间无法连接的保护区或大熊猫重要的栖息地之间建立 18 条保护走廊带，为分离的部分熊猫群体间提供相互交配繁殖的机会，使种群的遗传多样性得到保存（图 17-4）。《保护工程》实施完成后，将在大熊猫的主要分布区内建成我国第一个保护区网络。保护区网络建设是目前国际上保护生物多样性的重要措施和研究热点（Hussey 等　1989；Noss　1987；Harris　1985；Soule，Gilpin　1991）。大熊猫保护区网络的建成首次将保护生物学的保护区网络建设的理论应用于我国濒危物种保护实践中。

（4）建立保护站，为保护区外的大熊猫及其栖息地提供有效的保护：由于社会和经济的原因，新建保护区和建立保护走廊带等保护措施仍不能将所有的大熊猫及其栖息地全部包括在内，仍有7 400km² 的大熊猫栖息地（占全部栖息地的 53%）分散在四川、陕西和甘肃 3 个省的 32 个县境内。在这些地区内由于包括了很多森工企业，或预算难以承受，或人口太多，或过于分散，暂时尚不能建立保护区。为保护这些地区的大熊猫及其栖息地，《保护工程》计划将在这 32 个县建立大熊猫栖息地保护管理站，对分布在这里的大熊猫和栖息地进行保护和管理。这一措施不仅将缓解大熊猫栖息地被破坏和进一步被分割的程度，而且还会有利于大熊猫栖息地的恢复与发展，以待时机成熟再划定为保护区。

（5）加强以饲养繁殖和生态学为重点的科学研究：虽然就地保护是大熊猫保护工作的重要组成部分，但是由于野生的大熊猫种群数量一直呈下降趋势，特别是考虑到保存物种的需要，因此十分有必要建立并维持一个稳定的圈养大熊猫种群。维持一个稳定的圈养大熊猫种群既可满足国内外动物园展出大熊猫的需求，又可为圈养繁殖个体释放野外以补充野外种群创造条件。在大熊猫的繁殖方面，中国的研究人员创造了优异的成绩，但在繁殖生理、交配机制、育幼复壮、营养饲喂、疾病病理及行为方面仍有许多问题需要解决。特别是圈养条件下繁殖的熊猫多不能维持自然交配能力，其繁殖仍然依靠人工授精技术。如何在人工饲养条件下使熊猫自然交配繁殖后代，如何提高人工授精成功率等，是亟待解决的难题。只有具有自然交配繁殖能力的熊猫才有可能重新回归自然。因此，开展大熊猫饲养繁殖的研究将是异地保护工作成功与否的关键。

保护与管理大熊猫种群及其栖息地的措施必须基于大熊猫的生物学、行为学、种群生态学以及熊猫对栖息地的选择和利用等方面的研究工作。近 10 年来，国内外的野生动物学家、植物学家在野外对大熊猫进行了一些研究。这些研究成果既是今天制订《保护工程》的科学基础，又是进一步研究工作的新起点。《保护工程》提出了以大熊猫种群生态、繁殖生理、疾病防治、科学饲养、放归野外等几个方面为重点的研究目标。

17.3　《保护工程》的效益分析

从目前看来，《保护工程》具有如下作用：

（1）改善大熊猫栖息地被分割的现状，稳定现存的野生大熊猫种群：《保护工程》将分布

于四川、陕西、甘肃三省的 34 个县现存的总面积约为13 900km² 的大熊猫栖息地全部置于某种程度的保护之下。新建的保护区和保护走廊带将原来互不连接的保护区连成秦岭、岷山北部、岷山南部、邛崃山等几个相对集中的大片，形成了大熊猫自然保护区群或网络，约有 95% 的现存野生大熊猫将得到有效的保护。这一工程将为大熊猫野生种群的稳定与发展奠定坚实的基础。

（2）保护了与大熊猫同域分布的珍稀动、植物：大熊猫分布的秦岭、岷山、邛崃山、大相岭、小相岭和凉山六大山系是我国生物多样性丰富度较高的地区之一，在这些地区分布有上百种国家和地方重点保护的野生动物和几百种受到国家和地方政府保护的珍稀植物。表 17-1 仅列出了少数与大熊猫同域分布的主要国家重点保护动、植物物种。特别值得提出的是秦岭地区是动物地理上古北界与东洋界的交汇处，该地区的生物多样性不仅极为丰富，而且具有较高的科学价值。《保护工程》也为分布于该地区的珍稀野生动、植物提供了有效的保护，为我国的生物多样性的研究和保护作出了贡献。

表 17-1　与大熊猫同域分布的主要国家重点保护动、植物物种简表

物　种	学　名
金丝猴	*Rhinopithecus roxellanae*
羚牛	*Budorcas taxicolor*
小熊猫	*Ailurus fulgens*
短尾猴	*Macaca arctoides*
马熊	*Ursus arctos pruinosus*
水獭	*Lutra spp.*
金猫	*Felis lemmincki*
豹	*Panthera pardus*
云豹	*Neoofelis nebulosa*
华南虎	*Panthera tigris amoyensis*
鬣羚	*Capricornis sumatraensis*
黑鹳	*Ciconia nigra*
朱鹮	*Nipponia nippon*
红腹角雉	*Tragopan temminckii*
绿尾虹雉	*Lophophorus Lthuysii*
马鸡	*Crossoptilon spp.*
白鹇	*Lophura nycthemera*
珙桐	*Davidia involucrata*
银杏	*Ginkgo biloba*
铁杉	*Tsuga chinensis*
香樟	*Cinnamomum camphora*
红豆杉	*Taxus chinensis*

(3) 保护了长江、黄河上游多条主要支流的水源涵养林：大熊猫分布区地处长江和黄河上游。长江的主要支流，如嘉陵江、岷江、涪江、大渡河、金沙江和汉水均发源于岷山、邛崃山、大相岭、小相岭、凉山和秦岭等山系。大熊猫分布区的森林是这些支流的主要水源涵养林，这些森林将会因对中国正在建设的“长江中上游防护林体系”的补充而发挥重要的生态作用。秦岭北坡的水系是黄河的上游支流，特别是源自秦岭的黑水河是西安市的主要供水河。保护秦岭的大熊猫栖息地的森林，对于黑水河水源的充足与稳定有着决定性的作用。大熊猫分布区的森林在气候调节、水土保持、土壤改良、减灾、农业高产与稳产、水电站的正常运转和生态环境的良性循环方面均可发挥积极的作用。

(4) 改变山区群众传统的落后生产方式，带动贫困地区的经济发展：现存的大熊猫分布区均地处偏远山区，经济发展十分缓慢，是中国的重点贫困地区。《保护工程》的实施将为这些地区的发展提供一些契机。通过为迁出大熊猫栖息地的居民提供多种生产项目和为尚不能迁出的居民提供可以替代以往传统利用生物资源谋生的生产方式或项目，该工程将为当地引进新的知识、新的思路、新的生产门路和新的生产方式。这些措施将会逐渐改变山区人民的生活状况，使他们早日摆脱贫困，走向富裕。

(5) 提高中国在自然保护方面的声誉，带动中国野生动物保护工作走向新水平：中国在大熊猫保护方面投入的力量超过了对其他任何物种的保护。因此在某种程度上，在大熊猫保护方面取得的成就代表了中国野生动物管理与自然保护的最高水平。此外，在国际上大熊猫成为自然保护的象征，大熊猫保护工作的成败受到国际社会的关注。该工程的实施表明了中国在保护生物多样性方面的决心，此举将有助于改善中国在自然保护方面的形象，提高中国的声誉。该项工程的实施不但得到了国际社会的支持，而且在国际上产生了重大的影响。《保护工程》使各级政府看到了野生动物保护事业在促进经济发展中的巨大作用，从而调动了各级政府在保护当地野生动物及其栖息地方面的积极性。该项目的实施还将进一步提高全社会对保护大熊猫和其他珍稀动植物的自觉性，使中国野生动植物保护和管理走向新的阶段。

第 18 章 西双版纳热带植物的迁地保护

特殊的地理位置、优越的气候条件、古老的地质历史和复杂的地形地貌，使西双版纳地区发育和形成了多样化的植被类型，成为中国生物多样性最丰富的地区之一。在这块19 200 km^2 的土地（占全国土地面积的 1/500）上，有高等植物5 000多种，占全国高等植物总数的 1/6。由于人口增加，开发强度加大，热带森林正以前所未有的速度减少，热带森林的覆盖率由 50 年代初的 60%降到现在的 30%左右。随着热带森林的消失，热带植物在不断丧失。根据西双版纳植被类型、植物区系成分的分布情况分析，估计天然森林每减少1 000hm^2 左右就有一个物种消失。照此计算，自 50 年代以来流失和处于濒危状态的热带植物可能有 500～800 种，占该地区整个植物区系成分的 10%～15%。如何保护西双版纳的热带植物多样性已成为人们共同关注的问题（许再富 1996）。迁地保护作为一种保护手段自 80 年代初就开始在西双版纳应用，在西双版纳热带植物园内建立了面积为 80hm^2 的滇南珍稀濒危植物迁地保护区。本文在分析西双版纳热带植物受威胁状况的基础上，对西双版纳热带植物的迁地保护策略及效果进行总结，为促进生物多样性的保护提供借鉴。

18.1 保护对象与优先序列

随着热带森林的不断被破坏，热带植物生长已越来越受到威胁，许多种类已无法在原生的自然环境中生存与繁衍，需要对其进行迁地保护的植物种类在不断增加。但是由于人力、物力等多方面的限制，不可能同时对这些植物进行迁地保护，因此，需要对保护的重要对象与优先序列进行确定，以提高热带植物迁地保护的有效性（宋朝枢等 1992）。

18.1.1 主要迁地保护对象

在西双版纳有特有种 152 种，它们是近代在西双版纳热带雨林中新发现和我国首次发表的，大多数特有种为生长在狭小空间的狭限种，如望天树（*Parashora chinensis*）、滇南风吹楠（*Horsfieldia tetratepala*）、琴叶风吹楠（*H. p and urifolia*）、勐仑翅子树（*Pterospermum menglunense*）及云南肉豆蔻（*Myriastica yunnanensis*）等，它们中有些已被列为国家重点保护对象（许再富 1988）。另外，西双版纳还有下列物种需要进行迁地保护：

（1）孑遗种：孑遗种在西双版纳共有 31 种。它们是地史第三纪前后发生和发展起来、经过冰期而幸存并繁衍至今的种类，如国家一级重点保护植物桫椤（*Alsophila spinulosa*），列入三级保护的云南苏铁（*Cycas siamensis*）及鸡毛松（*Podocarpus imbricatus*）等。

（2）稀有种：是指大多数仅西双版纳地区有分布或毗邻国家的共有种，其分布区域或生境范围有限，或者零星分散在较大的范围内的种类。西双版纳有这类植物 135 种。如：四数

本章作者：刘宏茂，许再富，马信祥，陶国达，殷寿华

木（*Tetrameles nudiflora*）、版纳青梅（*Vatica xishuangbannaensis*）、云南石梓（*Gmelina arborea*）及干果木（*Xerospermum bonii*）等。

（3）栽培植物的野生类型与近缘种：它们是重要的遗传资源，它们对于研究栽培植物的起源、培育或改良新品种具有重要意义。在西双版纳有这类植物 28 种，如列入国家二级重点保护的有疣粒野稻（*Oryza granulata*）、药用野稻（*O. officinalis*）、普通野稻（*O. rufipogon*）、野茶树（*Camellia sinensis* var. *assamica*）和野荔枝（*Litchi chinensis* var. *cuspomtane*）等。

18.1.2　优先保护序列

哪些植物应优先进行保护是国际上进行植物迁地保护工作共同关注的问题。在 1978 年由 IUCN 出版的《植物红皮书》中提出了稀有、渐危、濒危和灭绝 4 个等级，并被世界各国所接受。《植物红皮书》同时还提出了确定优先考虑的受威胁物种的图解公式。

由于 IUCN 公布的植物受威胁的等级系统是一种定性的评价方法，因此使用评定等级时难以避免主观性。自从 80 年代以来，国内外的保护生物学家纷纷探讨一些定量的评价方法，如“种群生存力分析”(Population viability analysis，简称 PVA)。PVA 得出的主要结论是最小可存活种群 (Minimum viable population，简称 MVP)，即种群以一定概率存活一定时间的最小种群大小，如某一物种以 95%概率生存 100 年或1 000年所需要的最小种群数量就是该物种的 MVP（李义明等　1994）。PVA 和 MVP 目前主要研究动物，而对植物研究甚少，虽然都获得了较大的进展，但还不能对植物受威胁状况进行定量评价。

为有效保护西双版纳的植物多样性，许再富等（1987）提出了“地区性的植物受威胁及优先保护综合评价方法探讨”的半定量方法。该方法较简单，能较客观地评价地区性植物受威胁的状况，近年来已被国际同行专家所肯定并被国内同行所应用。该方法根据植物个体生态、种群动态、群落生态、植物分布区类型、区域内物种和群落分布状况几个方面作为植物稀有、受威胁的表达信息，然后对各种信息按表达的强弱采用由 5 到 1 的数量尺度进行标记，并根据植物受威胁系数计算的结果，把植物的稀有、渐危和濒危当作一种简单的植物受威胁的危险程度增加的线性关系处理。

该方法也采用了《世界自然资源保护大纲》所推荐的确定应予优先考虑的受威胁物种的图解公式，按物种损失的急切性和损失的大小确定了优先保护的次序，达到了保护物种多样性的目的。此外，还引进和延伸了“特别关注种”(species of special concern）的概念去校订所计算的植物受威胁系数及上述图解公式计算结果，解决了对具有重要经济价值、遗传潜力及生态意义种类的优先保护问题。

该方法的植物受威胁系数（coefficience of threatenedness）的公式如下：

$$C_t=\sum_{i=1}^{n}x_i/\sum_{i=1}^{n}maxx_i \qquad 18.1$$

x_i 系自 1 至 n 个信息实际标记的数量之和；$maxx_i$ 系自 1 至 n 个信息所规定的最高数量之和。按计算的结果，我们进行如下的划分：

当 $C_t<0.5$ 时为安全的种类（S）

当 $C_t=0.56\sim0.72$ 时为稀有种（R）

当 C_t=0.73～0.88 时为渐危种（V）

当 C_t=0.89～1.00 时为濒危种（E）

按上述的植物受威胁及优先保护综合评价的方法，我们对分布于西双版纳的 49 种第一批国家保护植物进行了研究，并加上了“特别关注种”的因素。

通过研究可以看出，在 49 种国家保护植物中，受威胁系数达不到稀有程度的有 16 种，其中有 3 种被当作“特别关注种”而列为稀有种，也就是说，有 13 种是安全种，占研究种类的 26%。综合评价的结果与原来已列入国家保护的级别有较大的变动，需要变动原国家保护级别或列入安全种类的共 23 种，占研究种类的 47%。

18.2 热带植物迁地保护的方法

植物迁地保护有活植物的整个有机体保护法和植物体的一部分迁地保护法，这两种方法在西双版纳热带植物的迁地保护中都已采用。

18.2.1 活植物迁地保护法

利用西双版纳热带植物园的标本园与稀有、濒危植物迁地保护区，可对在自然原生环境条件下难以生存、繁衍的种类用人工的方法繁殖栽培，并让它们繁衍后代。

热带是世界上植物资源最丰富的地区，而热带雨林又是热带地区植物多样性最丰富的类型，同时也是植物受威胁最严重的地带。西双版纳的 345 种珍稀濒危植物中，有 175 种分布在热带雨林之中，占总数的近 51%。在 54 种国家第一批重点保护植物中，有 41 种分布于热带雨林之中，占总数的近 80%。而且有热带雨林分布的地带由于水湿条件都较好，也是今后热带农业和经济植物种植园发展的主要地带。在西双版纳的 $2.4\times10^5hm^2$ 自然保护区中，热带雨林的面积为16 921.9hm^2，仅占总面积的 7.05%，而且许多珍稀濒危植物已被证明在自然保护区中仍难以得到保护。因此，我们选择了残存于植物园中的以番龙眼为标志的热带湿性季节性雨林作为珍稀濒危植物迁地保护的生境，以满足大多数热带和南亚热带珍稀濒危植物生长和发育的需要。由于该迁地保护区在生境上的相对多样性，加上园中管理、记录的方便，经过 7 年的建设，此迁地保护区已初具规模，成了西双版纳多数珍稀濒危植物较为理想的迁地保护区。

珍稀、濒危植物的迁地保护和引种驯化的原理虽然一样，但是两者的目标不一致。后者是为了经济利用的目的，强调了物种的驯化，而迁地保护是为了保护物种及其遗传多样性，尽可能维持稳定性，减少变异性，避免人工驯化。植物园由于受人力、物力等限制，不可能保护很大的种群。国外学者一般认为，一个物种在植物园内进行保护，种群大小为 50～100 株植物。为此，许再富根据长期的研究提出了一个迁地保护种群大小的计算公式：

$$P_x=L_j.\ \ E_t.\ \ A_m \qquad 18.2$$

式中 P_x 为迁地保护时的种群大小，L_j 是所属生活型所要求保护的个体数，E_t 为该种的生态型数，A_m 为繁殖参数。

他指出，生态型植物在植物园进行迁地保护的数量，乔木种类一般 10～20 株，灌木 40～50 株，草本 100～200 株。这个公式及指标是我们对西双版纳珍稀濒危植物进行迁地保护时确定种群大小的指导性公式。在育苗定植时，考虑到物种从幼苗生长到其在群落内达到应有的

地位所需要的消耗，一般又增加了幼苗的数量。如望天树，据研究，其所属的生活型所需要保护的个体数 $L_j=50$，生态型数 $E_t=3$，授粉方式为异花授粉，$A_m=1.2$。根据公式计算，其种群大小 P_x 应为 180 株。因为它是群落的标志树种，最高达 70～80 米，从幼苗到成为标志树种的过程中死亡率较高，因此在实际中，我们移栽成活了近 1 000 株。有些植物的种子不能在低温、干燥的条件下贮存，同时种子寿命又短，在自然条件下不能正常更新、繁衍，因此实行迁地保护是唯一的途径，如山红树（*Pellacalyx yunnanensis*）。对于这类植物，为了防止其遗传多样性的损失，我们也适当增加其迁地保护的数量（马信祥等　1988）。

在采集珍稀濒危植物的种子时，我们还采取了多基因库采集法（multiple gene pool sampling），以获得该类型植物内尽可能多的遗传多样性，以弥补迁地保护时种群数量的不足（殷寿华　1993）。

迁地保护只是就地保护的一种辅助方法，因为任何珍稀濒危植物都不可能永远保存在迁地保护区之内，迁地保护只是它们的"避难所"，当它们避难之后，最终要返回自然生境之中，即要进行再引种（reintroduction）。因此，必须建立必要的而又科学的记录系统。我们在对云南珍稀濒危植物进行迁地保护时，对大多数植物都进行了系统的记录，内容包括：原生境条件，在自然生境中的生长状况，种群动态，迁地保护的时间、地点、种子形状、千粒重、发芽力（包括贮存条件下的发芽力试验），育苗时子叶的形状、出土情况、生长情况，定植时的数量、成活率和原因分析，以及在迁地保护区的生长量及物候观测等项。对于一些特殊的种类还进行了在不同生境条件下的对比观测记载。通过几年的观测记录，已积累了一定的数据（刘宏茂等　1993）。

18.2.2　种子保存

种子保存被认为是保存生物多样性的有效手段，全世界共建立了大中型种子库 225 个，分布于 99 个国家，储存了大约500 000份种质材料。但目前对热带地区种子储藏特性仍未有广泛研究，缺乏系统资料。根据干燥对种子生命力的影响可将热带种子分为两大类：即顽拗型种子与正统型种子。顽拗型种子不能进行干燥处理，在日常湿、温度条件下干燥也会很快丧失生命力；其种子的含水量通常不能降低到 12%以下，否则种子将死亡；这类种子也不能在低温下贮藏。生长在热带的藤黄科、山榄科、龙脑香科、番荔枝科、无患子科、马钱科等植物都是这类种子。正统型种子在西双版纳热带植物种子中占 50%～60%。将 124 种正统型植物种子通过低温和干燥处理后贮藏，一年以后生命力仍保持在 50%以上的占 59.7%。为长期保存西双版纳的种质资源，西双版纳热带植物园建立了一个面积为 430m² 的热带植物种子保存库，同时根据热带植物种子的特点设置了 4 个温度梯度的子库，它们是：

No 1 库：　−20℃，RH<60%，120m³

No 2 库：　4℃，RH<60%，120m³

No 3 库：　10℃，RH<60%，120m³

No 4 库：　15℃，RH<40%，130m³

以上 4 个库中，1、2 两库用于种子材料保存，3 库用于微繁殖材料保存，4 库为干燥库，作种子干燥用。也可对热带部分不耐低温的种子进行储藏试验。种子库的工作采用计算机进行管理。

18.3 西双版纳热带植物迁地保护的效果

西双版纳热带植物园利用其较大面积的活植物标本园与迁地保护区对热带植物多样性进行保护，取得了较好的效果。

18.3.1 已迁地保护的植物种类

1985～1992年，迁地保护区引入产在西双版纳地区的被列入国家第一批重点保护的珍稀濒危植物栽培，结果共成活45种，其他有本地的特有种、栽培植物野生类型和滇南野生植物，还有少量相邻地区的稀有种、濒危种，共成活108种，其中有国家第一批保护植物55种（包括相邻地区10种），国家第二批保护植物5种，云南第一批保护植物15种，共52个科、91个属。

18.3.2 保护树种的状况

一般而言，在气候区内对植物进行引种栽培是比较容易获得成功的。西双版纳自然条件比较复杂，95%的土地属于山地，有高海拔也有低侮拔，有砖红壤土也有石灰岩山地钙质土，植物分布在不同的生态系统中。而西双版纳植物园自然条件相对来说比较简单，海拔较低（570～650m），因此引种时尽量以种子繁殖为主，选择与原产地相似的生态环境种植。在引种的45种植物中有31种是采用种子繁殖的，占69%。由于用营养袋育苗，因此定植成活率高，恢复生长快，适应性强。如野外挖苗则成活率低，恢复生长慢，适应性差。生长差的树种除了采用野外挖苗的原因外，还由于原产地与引种地的生境差异大。如云南翅子树原产地是海拔在1 200～1 460m的石灰岩山地，而引种地为低海拔的砖红壤土；大果青冈原产地在海拔1 000～1 800m的沟谷林中，而引种地为低海拔（570m）的沟谷林，且种植地环境过于荫蔽；版纳青梅因侧根和须根少，原产地为砂土，移植时带土困难，而且伤根严重，因此生长迟缓，长势差。从45种珍稀濒危植物的物候看，幼树阶段生长节律不明显，一年中各株生长期往往不一致，各年的生长因气候不同生长期也不一致，多数树种生长时间长，有的甚至全年不断出新叶，到了接近成年才开始有节律性。

尽管植物的迁地保护在全世界范围内都在开展，但仍还有一些问题需要进一步的研究，如珍稀、濒危植物迁地保护后的驯化问题。在植物进行迁地保护时，尽管尽可能选择与创造有利于它们生长发育的生境条件，然而不可能创造如此多的生境类型去满足众多的保护物种，因此，被保护的植物会出现驯化而导致一些基因的流失。再如保护植物的再引种，植物园（树木园）虽然能对一些植物进行迁地保护，但是它毕竟只是这些受威胁植物的“避难所”，而不是最终归宿。只有把这些度过危难的植物进行再引种，使其“回归”自然才能达到长久的保护。由于热带植物群落在成分上、结构上比温带植物复杂得多，所以热带植物的再引种难度很大，需要不断探索新方法与规律，并不断提高和总结。

第 19 章　多民族地区生物多样性保护与持续利用

生物多样性保护与持续利用已经引起了各国政府和生物学家的关注，热带森林地区生物多样性保护更是关注的“热点”(McNeely　1990)。中国科学院昆明动物研究所保护生物学中心在云南西部高黎贡山多民族地区进行了为期 3 年 (1992～1994) 的生物多样性保护研究。本章简要介绍该项研究的主要做法、资源调查状况和保护利用建议。

19.1　区域背景和目标内容

高黎贡山地区是多民族聚居地，位于云南最西隅，与缅甸毗邻，系“世界热带森林热点”之一“东喜马拉雅地区”的东南延伸地带。该地区地理位置为北纬 23°51′～28°30′；东经 97°31′～99°05′，总面积约28 000km²。全区南北宽、中部窄，地势北高南低。山体高耸狭长，纵跨约 4.5 个纬度，横宽小于 1.5 个经度，最窄处小于 20km；最高海拔5 128m，最低处 210m，南北高差4 910m；山体垂直高差2 500～3 000m。中、北部系主脉带，南部主要为余脉中山和星罗棋布的低热河坝区。因受印度洋西南季风影响，该区南、中、北段的生物气候变化很大，南段余脉海拔1 000m左右，系热带、南亚热带季风气候，年均气温 22.6℃，年降雨量2 829mm；中段属中亚热带季风区，海拔多在1 800～3 000m，年均气温 15℃，年降雨量1 260mm；北段海拔大多2 000～4 000m，为北亚热带季风湿润气候，干燥度<1 (0.6～0.9)，年降雨量 1 637.9mm，云雾日多，太阳辐射弱，嘎啊戛普峰终年积雪。从南至北或从低到高分为热带雨林、季雨林、亚热带季风常绿林、半湿润常绿林及以铁杉 (*Tsuga* sp.)、冷杉 (*Abies* sp.)、秃杉 (*Taiwania* sp.) 和乔松 (*Pinus griffithii*) 为主的寒温性针叶林等主要植被类型 (吴征镒　1979；姜汉侨　1980)。

高黎贡山地区景观复杂多样，海拔高差悬殊，立体气候显著，山体巨大绵长，是连接青藏高原、古热带与泛北极植物区系和古北界与东洋界动物区系的桥梁 (Ma S. L. 等　1995)。该区动植物资源丰富，不乏特有、孑遗和珍稀物种 (吴征镒　1979；张荣祖　1979；郑作新等　1981)；并且新种新记录不断发现 (彭鸿绶，王应祥　1981；李致祥　1981；彭燕章等　1987；龚正达等　1989；马世来等　1990；韩联宪　1993；杨岚等　1995；Ma S. L. 等　1995)。

该区不仅具有复杂的地理、气候条件和丰富的生物多样性，而且居住着多个民族。在行政区划上，全区跨越德宏、保山、怒江 3 个地州；涉及畹町、潞西、瑞丽、陇川、盈江、梁河、龙陵、腾冲、保山、泸水、福贡、贡山 12 个县 (镇)、125 个乡和 750 个自然行政村；居住着汉、傣、傈僳、景颇、怒族、独龙族、阿昌、纳西、回、白、苗、壮、佤、彝、藏、崩龙共 16 个民族约 170 多万人，其中少数民族约占 65%，且以傣、傈僳、景颇族居多。这里少数民

本章作者：马世来，韩联宪，兰道英，季维智，Richard B. Harris，William V. Bleisch

族多居住在山区或半山区，其生活主要依赖山林。传统习俗不断给生物资源造成压力和破坏。

野外考察项目的核心与关键是目标和工作内容的合理设定。本项目的最终目标是力图通过实地考察基本摸清资源本底与现状，增进当地公众的自然保护意识，确保生物资源的持续利用。据此，我们结合地区自然特点、鸟兽组成与资源特色及本中心“MASS”生物数据库的有关栏目，确定了以下主要考察研究内容：

(1) 鸟兽物种丰富度：①在以往工作上的扩充和补点考察；②不同海拔和纬度带的物种多度；③常见和珍稀种的大致分布；④邻区或早期记录种的有无分布等。

(2) 重要资源鸟兽的历史分布变迁：①相同植被带同物种的分布变迁；②异域环境中同物种的分布变迁；③全区特殊物种、类群的分布变迁；④环境改变后的物种分布变迁、演变趋势以及对栖息地的最低需求量等。

(3) 珍稀、关键或旗舰种（Rare，Keystone or Flagship species）的现状：①全区或区域种群资源量；②种群最适或替代生境状况；③保护和利用现状（民用、外贸、药用、肉用等）；④分布特点与栖息地现况。

(4) 环境与保护状况：①环境概况和主要植被类型及分布；②行政机构和人口分布；③自然保护（机构、管理、措施、效果等）；④公众保护意识（对保护法、保护种、保护区域的了解程度及对自然保护的意愿等）。

(5) 能否扩建或新建保护区：①森林类型所属；②区域面积和人口分布；③目的、对象；④有无价值；⑤是否影响民众生活；⑥政府及民众意愿。

(6) 环境改变与多样性丧失因子：①自然因素（气候、虫害、鼠害、地震、泥石流、关键物种或食物链断缺等）；②人为因素（毁林开荒、刀耕火种、盲目狩猎、经营过度、引种不当等）。

(7) 自然保护意识教育：①宣传开展生物资源调查和保护自然的目的；②宣传有关的保护法规；③明确当地保护对象和珍稀保护动物；④宣传怎样进行保护等。

19.2 考察研究方法

大范围的野外科学考察难度较大，加上时间有限，因此需要采取切实可行、合理有效的科学方法。我们采用“实地考察、深入山林、以点代面、点面结合”的方式进行。

19.2.1 考察点的设定

设点的原则是有利于资料收集的全面性和完整性及节省人力、物力、资金与时间。我们事先作了为期两个月、行程约3 000km的面上踏查，再根据该区的狭长地貌和纬度与海拔变化的 3 种生态系统将全区分为南、中、北 3 地段，并按东、西、南、北、低、中、高不同景观，保护区与非保护区以及热、温、寒气候带设置最适、最佳考察点，重点在未考察过和非保护地区（Ma 等　1995）。

19.2.2 考察资料的采收

适宜的数据资料采收方法是得到可信科学结论的关键。而野生动物的多样性和行为习性的复杂性以及不同物种对环境的适应程度的差异，迫使考察者不能照搬国内外通用的方法，传

统的标本采集法也已不适宜保护性考察的需要。因此，我们对不同地点或不同种类采用不同方法，同时坚持所用方法能维持客观性和全面性，且具有可比性、可操作性与可重复性。

（1）择收数据类别：资料分“定性”和“定量”两类。因时间、人力等因素限制，我们主要收集定性数据，可能时也收集定量数据。如统计白眉长臂猿（*Hylobates hoolock leuconedys*）种群数量时，利用多个考察者和精度较好的小型指北针，通过三角交叉定位把猿群鸣叫点较精确地标注在 1∶50 000军用地图上。一般鸣叫点距离在 0.7～1km 可视为不同群，再依种群平均个体数统计相对种群数量。

（2）访查资料取舍：野外考察中的访查是通行方法之一，但只有真实可靠的资料才有价值。我们的访查对象是熟悉情况的政府官员、保护区职员和有经验的山区猎手，并以“非诱导”方式进行。这比“诱导”式获得的资料全面、可信。

（3）沿途观察收集：内容包括所经之地的文化、经济、政治以及与野生动物和森林环境有关事件的观察、分析，并作好笔记。

（4）定点考察采收：野营地通常扎在考察区域的中部，便于向四周活动。考察采收可按集体、小分队或单独进行；结果填记在便携本和数据表上，或标于地图上。

（5）野外物种鉴别：兽类除直接观察实体外，可依足迹、粪便、叫声、食痕等判断种类及相对数量；鸟类主要以直接观察和听其鸣声并借助图书予以鉴别及相对数量估计。

（6）简易基线监测：简便、迅速、有效的切线法是“转向监测基线法（trend-monitoring baseline）”。即选择易界定的林间小径、山脊、溪流等作“基线”，测量其长度，定期观察记录动物或其踪迹，以及人类新近活动迹地等。经计算相对密度，可了解动物的消长及人类干扰程度；本法也可用于异地间动物丰度比较和保护区评估等。

19.2.3　数据分析处理

数据的正确处理是对资料归纳分析、得出科学结论的重要手段。我们处理数据多按常规法；鸟兽物种丰度、森林和保护区面积、人口密度等海拔分布的推算则着重参考 Hunter 和 Yonzon（1993）的方法；采用 Autocad 11.0、Lotus Freelance Plus 3.0 和 Harvard Graphics 2.1 软件在 IBM 486 计算机上进行处理及绘图，以及相关和线性回归分析；对人口数据作了弧－正弦转换，显著性水平为 $P<0.01$。

19.3　自然保护区与生物多样性概貌

19.3.1　自然保护区与主要保护对象

截止 1996 年，高黎贡山地区共建有 3 个异型自然保护区，分属北段、中段和南段：

（1）北段——怒江自然保护区（省级）：该区于 1986 年 3 月建立，主要保护温性、寒温性森林生态系统和戴帽叶猴（*Trachypithecus pileatus*）、羚牛（*Budorcas taxicolor*）、赤斑羚（*Naemorhedus cranbrooki*）、小熊猫（*Ailurus fulgens*）、黑麝（*Moschus fuscus*）、白尾梢虹雉（*Lophophorus sclateri*）、灰腹角雉（*Tragopan blythii*）、黑鹇（*Lophura leucomelana*）等珍稀动物。

（2）中段——高黎贡山自然保护区（国家级）：该区于 1983 年 4 月建立，主要保护中亚

热带森林生态系统和羚牛、白眉长臂猿（*Hylobates hoolock*）、小熊猫、水鹿（*Cervus unicolor*）、红腹角雉（*Tragopan temminckii*）、白尾梢虹雉等珍稀动物。

（3）南段——铜壁关自然保护区（省级）：该区于 1986 年 3 月建立，在盈江、陇川、瑞丽 3 县呈间断分布，主要保护南亚热带森林生态系统和熊狸（*Arctictis binturong*）、印度野牛（*Bus gaurus*）、灰叶猴（*Trachypithecus phayrei*）、蜂猴（*Nycticebus coucang*）、水鹿、双角犀鸟（*Buceros bicornis*）、孔雀雉（*Polyplectron bicalcaratum*）等珍稀动物。

这 3 个保护区跨越 8 个县，总面积3 775km²。其中，贡山县1 767.36km²，占总面积的 4%，福贡 414.83km²，占 10.9%，泸水 428.82km²，占 11.3%，保山 386.46km²，占 10.2%，腾冲 423.72km²，占 11.2%，盈江 259.69km²，占 6.8%，陇川 23.4km²，占 0.6%，瑞丽 70.48km²，占 2%。

19.3.2 丰富的鸟兽类群和物种状况

前人的资料和我们的实地观察与考察统计数据充分显示，高黎贡山地区不仅是云南鸟兽动物类群及种类最丰富的区域，而且在中国甚至世界都是屈指可数的（表 19-1，表 19-2）。

表 19-1 高黎贡山地区鸟、兽类群和物种丰度概貌

目	科		属		种		I 级保护		II 级保护	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
鸟类：19	59	49	223	170	486	332	9	4	54	43
兽类：11	33	31	102	85	178	127	16	13	24	22

注：A 为含本次的总记录数；B 为本考察队（1992～1994 年）的观察（考证）数。

表 19-2 高黎贡山地区鸟、兽物种新记录

物种名	记录	物种名	记录
鸟：斑头雁（*Anser indicus*）	O	灰头鸦雀（*Paradoxornis gularis*）	O
赤麻鸭（*Tadorna ferruginea*）	O	小斑姬鹟（*Ficedula westermanni*）	O
针尾鸭（*Anas acuta*）	O	黄腹山雀（*Parus venustulus*）	O
褐耳鹰（*Accipiter badius*）	O	银喉长尾山雀（*Aegithalos caudatus*）	O
灰脸鹰（*Butastur indicus*）	O	小捕蛛鸟（*Arachnothera longirostris*）	O
兀鹫（*Gypus fulvus*）	O	银胸丝冠鸟（*Serilophus lunatus*）	O
灰鹤（*Grus grus*）	O	兽：刺猬（*Erinaceinae* sp.）	V
绯胸鹦鹉（*Psittacula alex 和 us*）	O	川西长尾（*Chodsigoa hypsibius*）	V
红翅凤头鹃（*Clamator corom 和 us*）	O	灰麝（*Crocidura attenuata*）	V
斑头大翠鸟（*Alcedo hercules*）	O	犬蝠（*Cynopterus sphinx*）	V
棕颈犀鸟（*Aceros nipalensis*）	O	球果蝠（*Sphaerias blanfordi*）	O
白喉冠鹎（*Criniger pallidus*）	O	马来熊（*Helarctos malayanus*）	O
和平鸟（*Irena puella*）	O	椰子狸（*Paradoxurus hermaphroditus*）	O
蓝绿鹊（*Cissa chinensis*）	O	豚鹿（*Cervus porcinus*）	*R*
长嘴钩嘴鹛（*Pomatorhinus hypoleucos*）	O	帚尾豪猪（*Atherurus macrourus*）	*V*
黑领噪鹛（*Garrulax pectoralis*）	O		

注：1992～1994 年考察确认，*O* 为野外观察；*V* 为见（采）到标本；*R* 为访查认定，但现在是否存在尚待考证。

我们在高黎贡山地区的中段泸水县姚家坪和片马两地共设了 9 条基线，总长 16.6km，对

兽类和人类活动进行监测。结果发现两地基线上都有相对丰富的兽类物种踪迹，而人类活动相对较少，表明该保护区域具有一定保护效果，且两地中以姚家坪相对效果更佳。

19.3.3　保护区位置与物种丰度和人口密度的关系

物种的高丰富度通常在较低海拔和低纬度带,即人类耕作区域及人口分布高密度区域。而保护区一般设立在与人类冲突最小的地带，因此不适于动物种的多度变化（表 19-3，表 19-4)。鸟、兽物种多度在分布上存在一定差异：①鸟类物种多样性在海拔 500～2 500m之间最丰富，60%的种类出现在1 000～1 500m海拔带，并随纬度升高而降低，即倾向于热带和亚热带环境;②兽类物种的丰富地带位于海拔较高的地区(500～3 000m),71%的物种记录在2 000～3 000m之间，但纬度变化无显著规律性，说明兽类动物具有更强的辐射适应能力。

表 19-3　高黎贡山地区海拔分带的自然保护区面积、鸟兽物种丰富度及人口密度

海拔分带 (m)	总面积 (km^2)	保护面积 (km^2)	鸟种数	兽种数	人口密度 (人/km^2)
210～500	73	24	54	63	55
500～1 000	3 321	106	245	94	104
1 000～1 500	5 995	140	289	100	72
1 500～2 000	774	201	235	104	89
2 000～2 500	5 376	582	194	112	24
2 500～3 000	2 226	987	95	111	0
3 000～3 500	1 735	901	51	95	0
3 500～4 000	1 281	678	1*	49	0
4 000～4 500	204	117	0*	31	0
4 500 以上	63	39	0*	16	0
合　计	21 048	3 775	—	—	
平　均					68**

注：*海拔 3 500m 以上高度区域从未作过鸟类考察；**该数可能比实际略高。

表 19-4　高黎贡山地区纬度分带的总面积、保护面积（比率）、鸟兽种数及人口密度

纬度分带 (度，分)	总面积	保护面积	保护比率	鸟种数	兽种数	人口密度 (人/km^2)
23°51′～25°00′	13 993	378	0.03	396	98	72
25°00′～26°10′	7 805	1 215	0.16	332	118	67
26°10′～27°00′	1 577	415	0.26	*	*	27
27°00′～28°30′	4 607	1 767	0.38	229	115	10
合　计	27 982	3 775				
平　均			0.20			44

注：*该纬度带山高坡陡，交通不便，难以进入，从未进行过鸟、兽考察研究。

该保护区平均人口密度小于 68 人/km^2。显然，保护区设定除优先考虑森林生态系统外，低人口密度或许是决定因素之一。而拥有较高物种多度区域则保护面积较小，这也是我国国情或多民族杂居地特点在自然保护方面的具体反映。

值得一提的是：尽管这里的自然保护区建立时间不长且很不完善，但效果显著，至少森林植被得以保存。很显然，多民族聚居地建不建自然保护区的效果是截然不同的。

19.4 生物资源面临的问题及持续利用对策

19.4.1 目前面临的主要问题

（1）资源丧失加剧：据考察，全区约有1/3地域的生物资源丧失殆尽，有些动物已在区域内或国内绝迹。如盈江那邦一带的亚洲象（*Elaphas maximus*）于1976年后再未发现；70年代存在于瑞丽南京里等地的豚鹿（*Axis porcinus*）和该县南畹界河及盈江与缅甸边区的印度野牛（*Bos gaurus*）均绝迹于80年代初；有人提出30年代前腾冲和50年代初泸水片马有苏门犀（*Didermocerus sumatrensis*）分布，这至今仍是个谜，如确有也早已绝迹。这些例子足以说明高黎贡山地区生物资源丧失的速率，其突出表现在低热地带，也即理论上生物多样性最丰富的区域。

（2）人口增长过快：仅以中北段人口密度较低的怒江州为例，预计到1993年底，全州人口可达46万多，相对于1952年的19万增长146%（李宏国等 1991）。而该区耕地面积仅216 933hm^2。有限的耕地资源和人类物质需求的尖锐矛盾成为生物资源减缩、物种消失的首要威胁因素（Ma等 1995）。

（3）盲目采伐森林：经济“热潮”刺激了对森林资源的盲目利用。截止1994年5月，从南到北的边境沿线已修筑近20条主营林木采伐运道，每天都有来自国内外的大批木材运送，采伐场景到处可见。据推算，保护区外的较好林木将在5～10年内采尽。森林破坏导致了中、北段怒江州（1979，1989）、南段盈江苏典（1983，1993）等地多次泥石流灾害，并加快了生物多样性的丧失速率。

（4）固守原始习俗：“刀耕火种”与“传统狩猎”的原始习惯盛行，保护意识浅薄，保护宣传不够。

19.4.2 保护利用建议

考察表明，现阶段在多民族聚居地建保护区单凭法规是难以解决问题的。只有在加强管护的同时，结合山区特点以多种形式增进和提高民众的保护意识，唤起他们关心、热爱自然，保护环境的自觉行动，才是合理与计划利用生物资源的有效途径。

其次，应适当增加保护经费，缓解保护与生活的矛盾。保护区外围应获得经费资助和技术支持，以发展替代性经济。鼓励和支持村规民约管护习惯，增加有利保护的产业和福利。严格控制国有及集体林开采，保留残存原始林木。非保护区虽不禁止狩猎，但应有节制地进行。深入开展宣传教育活动，严格“计划生育”，减少人口速增对环境的压力。

应合理规划保护区界，确保农户生活用地的数量（马世来等 1995）。保护区应划“核心”和“缓冲”区，便于管理和研究。要有计划、有目标地轮训管护人员，提高其业务水平和管理水平。加强保护区生物资源动态监测，为保护评估与改进管理提供依据。加强保护宣传，使大家认识保护事业的重要性、紧迫性、艰巨性及其与保护区人们的长远利益的关系，以获得长久支持。

第 20 章　香港的生物多样性及其保护

香港（22°20′N，114°11′E）位于广东省南部、珠江三角洲之东。它由大陆和许多岛屿组成，其中大陆面积 782km²，岛屿中最大的是大屿岛（146km²）和香港岛（80km²）。香港地形凹凸不平，新界的大帽山（海拔 957m）和大屿山（海拔 934m）是香港的最高点。香港总人口约 630 万，大多数人们居住在近海岸平地。香港的大多数地区相对没有被开发，覆盖着半自然植被，具有多种多样的本地生物（Dudgeon，Corlett　1994）。

20.1　自然地理环境与生物多样性

香港位于热带北缘，属湿热夏季和干冷冬季的季风气候。冬季低地的最低气温很少低于 5℃，而在 500m 以上的地区霜冻却很频繁。其植物区系反映了海拔温度梯度。热带植物属在低地占优势，在高海拔地区的植被则以亚热带植物属为主。但香港的动物区系几乎全由热带的动物组成。

按照《广东植被》(1989) 的分类，香港森林属于华南海岸季风热带雨林。考古学资料表明，6 000 年前人类开始迁入香港，但大规模的毁林出现在最近 1 000 年以内 (Corlett)。17 世纪以来的历史资料，都描述了香港的森林被毁后的景观，如平地和海拔较低的山坡辟为耕地，较高的坡地覆盖着草地，村庄后面的“风水林”是仅存的低地森林，高山深谷和防火地区仍残存着小块森林。

由于快速的城市化，在香港，农业的重要性下降了。城区开发扩散到整个海岸平地，并侵入到了保留农业区域。幸运的是香港起伏的地形使得一半的土地不适于作任何开发。

现在，香港近 20%的土地面积已经城市化，只有 1.5%的土地面积用来种植农作物 (Ashworth 等　1993)。香港的自然森林覆盖率为 9%，这些森林多半是 1945 年以后发育的次生林。但一些风水林已经存在几个世纪了。在海岸大陆架的海湾内生长着许多小块红树林。最大的一片红树林在西北海岸的后海湾，面积近 300hm² (包括香港米埔沼泽自然保护区和深圳福田保护区)，是中国第六大红树林区。香港最主要的现存植被类型是草地和灌丛。

尽管数百年来受到人类活动的影响，但香港在较小面积内仍有多种多样的动植物区系 (表 20-1)。在香港，生物多样性的分布不均匀。不同分类单元中多样性高的区域并不重叠，维管植物多样性集中在少数老风水林和高海拔的山地森林斑块中，并特别集中在大帽山、马鞍山、凤凰山和大东山一带。50%以上的香港鸟类区系的记录来自于沼泽地、红树林、后海湾的龙虾坝，25%来自最大的红树林区——大埔港。次生灌丛也维持了较高的鸟类多样性。对哺乳动物多样性格局研究不多，但有资料表明，大多数陆生种类是广布性的，其他类群如爬行类、两栖类、淡水鱼类、蝴蝶和蜻蜓都呈斑块分布，多数稀有种类集中在几个很小的区域，

本章作者：Richard Corlett

表 20-1 香港部分分类单元的物种数估计

分类单元	种 数
苔藓植物	200
蕨类	214
裸子植物	5
被子植物	1 900
蝴蝶	211
蜻蜓	104
土壤蜗牛类软体动物	39
淡水鱼类	97
两栖类	23
爬行类	73
哺乳类	53
鸟类	440

且每一类群具有不同分布格局。

香港不是一个独立的生物地理区，不可能发现很多特有种，许多植物和动物种在过去认为是特有种，现已在相邻的广东省部分地区发现，目前仅在香港有分布的大多数种有可能也是如此。这些物种多为无脊椎动物，但也有几种植物目前在其他地方还没有记录。然而有 3 种脊椎动物显然是特有种：卢文氏树蛙（*Philautus romeri*）、香港瀑蛙（*Amolops hongkongensis*）及港后凌蛇（*Opisthotropis* 和 *ersonii*）。一种名为 *Aphyocypris lini* 的鱼也可能是特有种，但从 1986 年以后这种鱼就没有再见到过，可能已经灭绝。

香港的后海湾是极度濒危的黑颈琵嘴（*Platalea minor*）的越冬场所，其全部个体数量的 1/4 在此越冬，主要濒危物种海鸥（*Larus saundersi*）也生存于此。小脚青鹬（*Tringa guttifer*）的全部个体数可能少于 1 000 只，后海湾是它休息和取食的地方。

与相邻的广东沿海地带相比，香港低地森林较多，具有几个热带属的植物种类，包括桂木（*Artocarpus hypargyrea*）、石梓（*Gmelina chinensis*）和粘木（*Ixonanthes chinensis*）等，这些植物属广东省的珍稀或濒危物种（广东珍稀濒危植物名录 1988），而在香港却相当普遍。具有国家级保护价值的其他植物种是：四药门花（*Tetrathyrium subcordatum*）仅在香港、广西的一个地方出现，茶花（*Camellia granthamiana*）分布于香港和广东的两个地方，另一种茶花（*C. crapnelliana*）和锥栗（*Castanopsis concinna*）分布于香港和华南的零星地方（中国植物红皮书 1992）。香港的海洋生境多样性决定了其海洋生物多样性，主要包括 50 多个珊瑚礁和一个中国白海豚种群（*Sousa chinensis*）。

迄今为止有关香港物种灭绝的记录较少。可能灭绝的特有鱼种 *Aphyocypris lini* 已经受到人们的注意。已知灭绝的陆地脊椎动物包括 6 种肉食性哺乳动物、环颈琵鸭和 *Varanus salvator*，这些物种的灭绝可能是由于狩猎和陷阱捕捉的结果。植物的灭绝更难确定，因为早期一般没有准确地记录收集位置，且香港地形起伏，可能生存着多年没有见到的物种。最近对树木区系的调查表明，至少有 333 个物种（占已经记录物种 1/3 的树种）或是非常稀少或已经局部灭绝（Zhuang，Corlett）。可能灭绝的是一个明显的特有种 *Tsiangia hongkongensis*，该种从 1850 年以后就没有见到过。

20.2 生物多样性的受威胁状况

尽管香港有大面积的保护区，但一些重要的生境不在保护区范围内，于是这些生境受到经济发展的威胁，其中最重要的是风水林，特别是百年以上的风水林。近年来，香港人对风水林的信仰减弱了，大多数的风水林被砍伐，以建造房屋、停车场和其他产业。一些风水林具有特别丰富的植物区系，一些植物只出现在这种生境中（Zhuang，Corlett 1996）。在邻近

的华南地区只存在很少的风水林，所以保存香港的风水林具有特殊重要性。

香港的淡水湿地大多为废弃的稻田，是两栖类和蜻蜓等几种昆虫的重要生境。这种生境类型由于没有受到保护，因此较多地受到经济发展的威胁。

现存的保护区中生物多样性的主要威胁来自于山火。在 1980～1992 年间，所有被烧过一次的国家公园面积达 50%，所有的火灾都是由于人类活动引起的。这些火灾形成了大面积的、保存价值较少的草地，并毁掉了一些种植林和自然林。

海洋在香港是最受威胁的生境（Morton　1996），各种污染、海岸发展、土地开垦和过分捕捞等的影响导致海洋生物数量急剧减少。拟建设的海岸公园保护区面积过小，它们对整个海岸环境退化非常敏感，珊瑚礁在减少，海豚种群面临灭绝。

对香港自然的另一个潜在威胁来自于外来物种的引入。尽管大多数外来动植物种已经本地化，适应了已经高度改变过的生境，但还有少数物种已侵入自然群落。这些引入物种对自然保护的影响我们知之甚少，但可以认为引入外来物种有着巨大的潜在危险（Dugeon，Corlett　1994）。

香港一直是濒危动物物种及其产品的非法贸易中心之一。近年来由于严格的法律和强化管理，这种非法贸易迅速减少，但仍有小规模进行的情况。香港也是一个非濒危野生物种的贸易中心，据估计，每年有 100 万只鸟从中国大陆进入香港，这些鸟大都出口到其他国家，尽管多数物种不是中国法律保护的物种，但仍有几种珍稀种或特有物种，这种没有多少管制的大规模贸易可能会使这些鸟类面临濒危状况。

除了作为贸易的转运点，香港还是野生动物产品的主要消费地。野生动物多数作为传统的奢侈食物或用作中药，这种贸易仅在最近几年中开始下降。如香港仍是燕窝的最大消费者，随着需求增长，现在产生燕窝的燕类已受到威胁。香港也是中国海参、鲨鱼鳍和海马（*Hippocampus* spp.）的主要转运点。上述这些物种没有一种是以持续利用的方式进行收获的。

在香港作为食物的淡水鱼、淡水龟主要靠从中国大陆进入，这种需求现在可能耗尽整个热带地区的亚洲龟种群。较为严重的问题是食用珊瑚鱼的需求增长，因为使用氰化物的捕鱼技术对鱼类种群和珊瑚破坏性很大。

20.3　自然保护

香港目前的自然保护有 3 种主要方式：保护区、保护物种以及环境影响评价。香港保护区的命名是很复杂的，最主要的保护区类型是国家公园。香港国家公园系统开始于 1973 年，现有的 21 个国家公园的总面积占香港所有陆地面积的 40%（413km²）。国家公园是为保护生物多样性及娱乐目的而设置的，娱乐集中在有特殊设施的地区，因而这些活动与自然保护的冲突很小。国家公园陡峭的地形不适于发展，因此很难代表低地的环境。

海岸湿地区域之一的后海湾的米埔沼泽（380km²）是作为严格限制区而保护的，须经过允许才能进入。米埔沼泽自然保护区的主要保护对象是水鸟和海鸟，是具有国际重要性的保护区，由世界自然基金（香港）管理，该保护区兼具保护和自然教育两种功能。1995 年，包括米埔在内的 1 500ha 湿地在《拉姆萨公约》上被列为“国际重要湿地”。

尽管很多海岸区具有特殊科学价值，但直至 1995 年才建立海洋公园和保护区（Morton　1996）。在西部新区的两个最大港湾已被命名为海洋保护区，香港岛东南端的一个较小区域被

辟为海岸保护区。其他可能辟为海岸保护区的地点正在研究之中，包括提议在凤凰岛北设立一个海豚避护所。海岸公园和保护区对人类活动的控制程度不同，海岸保护区对人类活动控制较严。

另外，还有几个提供某种程度保护的自然区的类型，包括保护区、绿化带和海岸保护区。

除设立以上保护区之外，对有一些物种不论它出现在香港的什么地方，都加以保护。这些物种包括所有野生鸟类种，除大鼠、小鼠、鼩鼱和野猪以外的哺乳动物，14 种爬行类和 3 种两栖类（包括卢文氏树蛙）和一种蝴蝶（*Troides helena*）。保护植物名录包括潜在受威胁的物种，包括所有野生兰科植物、茶花和野生杜鹃花及其他 34 种植物。

1986 年以来，在香港主要开发项目都必须进行环境影响评价，但有关程序只有新的指明要求的法律的引入才能形成。在香港，环境影响评价主要针对污染，但生态影响也必须考虑。环境影响评价是工程开工前必需得到的环境许可证中的一个强制条件。

动植物物种迁地保护的尝试刚刚开始，特有种卢文氏树蛙已经人工饲养成功，并在香港的不同地区建立了几个卢文氏树蛙种群。类似的工作也在一些兰科植物中进行，并计划开展蝴蝶（*Troides helena*）的人工繁育。香港的动植物园中尽管没有本地种，但对圈养世界其他地方的濒危动物曾作出了重要贡献，如孔雀（*Ployplectron spp*）和狮子（*Leontopithecus spp*）的饲养。

除海洋渔业外，香港的野生物种很少直接利用。有人收集各种潮间带的无脊椎动物和一些药用植物，但它们经济价值很小。在香港已经建立的种植基地也仅仅是为了生态效益，而不是为了砍伐原木获利。人工林和自然植被对保护水库的水源很重要，这些水库目前仍供应着香港淡水需要量的 1/3 左右的水（其余淡水从广东引入）。

保护区是教育和科学研究的重要场所，每年大约 15 000 名小学生参观米埔自然保护区。世界自然保护基金会（香港）与林业部门合作在米埔开设了高级培训课程，这些课程包括自然保护导论、湿地管理和环境教育等。米埔也是开展对红树林、鸟类、无脊椎动物和生态系统过程研究的主要湿地中心。

世界自然基金会（香港）在海下湾海洋公园建立了一个海洋研究中心，有可供学校及一般公众使用的设备。位于鹤嘴海洋保护区的香港大学太古海洋科学研究所是进行海洋环境教育和研究的中心；位于大帽山国家公园边缘的嘉道理农场暨植物园成了自然保护教育中心。

在香港，自然的主要价值是娱乐与美学欣赏。香港城市是地球上人口密度最高的城市之一，靠近自然显得特别重要。国家公园每年要接待 1 000 万以上的参观者。

第21章　台湾的生物多样性及其保护

台湾有着独特的地理位置、气候条件和丰富的生物多样性，但由于众所周知的原因，其生物多样性研究和保护尚鲜为人知。本章中，我们将重点介绍有关台湾的宏观生态环境、生物多样性以及台湾的生物多样性保护研究简史。

21.1　台湾的自然地理

台湾位于东经119°18′03″～124°34′30″，北纬21°56′25″～25°56′30″，由台湾岛、兰屿、绿岛、琉球屿、龟山岛以及澎湖列岛组成，共88个岛屿，总面积为35 989.76km²。台湾东临太平洋，西隔台湾海峡与福建相望，南隔巴士海峡，与菲律宾相邻，东北距日本琉球群岛600km。台湾岛南北长395km，东西最大宽度144km，环岛海岸长1 139km，面积35 788km²，约为美国夏威夷州的两倍。

台湾是一个多山的海岛，其中海拔超过100m、坡度大于5%的山地面积占全岛面积的3/4。主要山脉有中央山脉、雪山山脉、玉山山脉、阿里山山脉和台东山脉等5条，这些山脉高峻挺拔，巍峨壮丽，有22座山峰高度超过海拔3 200m。围绕在五大山脉周围是丘陵地带，海拔在200～1 000m之间，主要有基隆、竹南、嘉义、丰原和恒春丘陵地带。台湾的平原有嘉南平原、屏东平原、宜兰平原和台东纵谷平原，多集中在西部沿海，面积约占全岛面积的1/3。另外，还有台北盆地和台中盆地，台北盆地面积为200km²，是一个干枯的湖盆。

台湾的水系以中央山脉为界分为东西两部分，分别流入太平洋或台湾海峡。由于受地形的影响，河流落差大、流程短、水流急、险滩多。长度100km以上的河流有浊水溪、高屏溪、淡水河、曾文溪、大甲溪和乌溪这6条。日月潭是台湾最大的天然湖，面积为0.9km²，海拔750m。

台湾地跨北回归线，属热带、亚热带气候。雨量充沛，气候温暖。平原地区年均降雨量2 000mm以上，基隆年均雨量近3 000mm，山地的迎风面降雨量则高达5 000mm，局部地区如火烧寮年均降雨量甚至高达6 000mm。台湾的降雨与海洋季风关系密切。台湾冬季盛行东北季风，夏季盛行东南季风和西南季风。每年夏秋两季是台风季节。台湾的年平均气温为22℃，平原地区夏季长达200天。从平原到高山，海拔每升高100m，气温下降0.6℃，因此，台湾具有热带、温带和寒带并存气候。

台湾是一个十分年轻的大陆性离岛。新生世晚期，台湾中央山脉开始隆升，一直到更新世早期。这期间大陆与台湾相连。从台湾新生世和更新世沉积层中挖掘到的梅花鹿（*Cervus sika taluanus*）、中国犀牛（*Rhino cerons sinensis*）和独特剑齿象（*Stegodon insignis*）化石表明，台湾当时为亚热带气候，并且证明哺乳动物是在更新世从大陆迁移到台湾的。在更新世早期

本章作者：蒋志刚，彭镜毅

气候转冷，针叶林分布区从大陆扩展到台湾，大陆上开始出现冰川。但是由于台湾濒临大洋，气候较大陆腹地温暖，因此台湾成为动植物的避难所。

更新世中期台湾海峡形成，台湾成为岛屿。这时气候又开始转暖。针叶林逐渐为栎（*Quercus*）和油杉（*Keteleeria*）取代。但是台湾高海拔山区仍保存了一些生活在寒冷环境中的动植物种类。

距今约 6 万年前 Tali 冰期的寒冷气候一方面影响了台湾的植物区系，另一方面使海平面下降。台湾海峡部分地区露出海面，形成陆桥，更多的大陆物种迁移到台湾（图 21-1）。5 万年前气候开始转暖，到 4 万年前，海水又一次淹没台湾海峡，在最后一次冰期中，台湾海峡再次露出海面。那一时期台湾成为东亚动物向菲律宾迁移的途经地（Eudey　1987），台湾海峡发现了那一时期的野牛化石（Hwang　1980）。距今 1.4 万年前，气温再度回升，海平面上升，台湾海峡的陆桥又一次消失。随温暖气候而来的大量降水的冲刷造成了台湾岛上的平原。

21.2　台湾的生物多样性及其保护

以地理位置而言，台湾的植被类型应与中国大陆东南部的植被类型相似。但由于台湾的高山地形呈现更复杂而丰富的植被带分化，故与大陆西南部及喜马拉雅山区的植被更为接近。喜马拉雅山东西绵延 3 000km，其东段的南向坡面受季风影响，与台湾颇有相似之处（Singh　1987），故其植被带分化尤与台湾西南部山区（嘉义至玉山一线）相似。至于台湾的东北部（拉拉山东北侧），由于冬季同受亚洲东部季风的影响，与日本所谓日本海气候有些相似，具代表性的山毛榉落叶林也在台湾出现，故其东北部山区植被带的分化可能更接近于日本的西南部（Su　1984）。基于以上的比较分析得出，台湾山区主要植被气候带可纳入中日区（Sino-Janpanese region，Good　1974）或东亚区（Eastern Asiatic region，Takhtajan　1986）之中，属于全北植物区系界（Boreal floristic kingdom，苏　1992）。另外，若以植物地理学观点来考虑，则台湾南部的恒春半岛或兰屿、绿岛可纳入马来亚区（Malesian region）中，而属于旧热带植物区系界（Paleotropical kingdom）（Takhajan　1986）。

对台湾全岛植被的评估大致有两个方向，其一是针对台湾山区的高度落差所作的植被带或植被系分类，可代表台湾植被的主要变异；其二是针对地理位置的不同而将台湾各地植被予以分区，可代表地理区域或局部气候的差异（苏　1992）。就垂直方向的植被而言，苏氏依温度指数和森林外貌及其优势种将山地森林分成海拔 3 600m 以上的高山植被带（相当于亚寒带）、海拔 3 600～3 100m 的冷杉林带（相当于冷温带）、海拔 3 100～2 500m 的铁杉云杉林带（相当于凉温带）、海拔 2 500～1 500m 的栎林带（相当于温带至暖温带）、海拔 1 500～500m 的楠榕林带（相当于亚热带）和 500m 以下的楠榕林带（相当于热带）。随着海拔的升高，森林乔木的种数减少，群落的多样性指数降低；在松林中，草本植物多样性高，但是草本群落的多样性指数随着海拔升高而降低。苏氏在研究台湾地理气候区划时，依全年雨量多寡及在各季分配的差异，将全岛分成七大气候区，即东北区、兰屿区、东区、西北区、中西区、西南区及东南区，其中东北及兰屿两区属于恒湿性气候（everwet climate），而其余属于夏雨型气候（summer rain climate）。

台湾的海藻资源丰富，约有 524 个分类单元（Taxon），其中有 8 种蓝绿藻、121 种绿藻、100 种褐藻和 295 种红藻（江永棉　1992）。至今已发表的海洋及咸水微藻数量达数百个分类

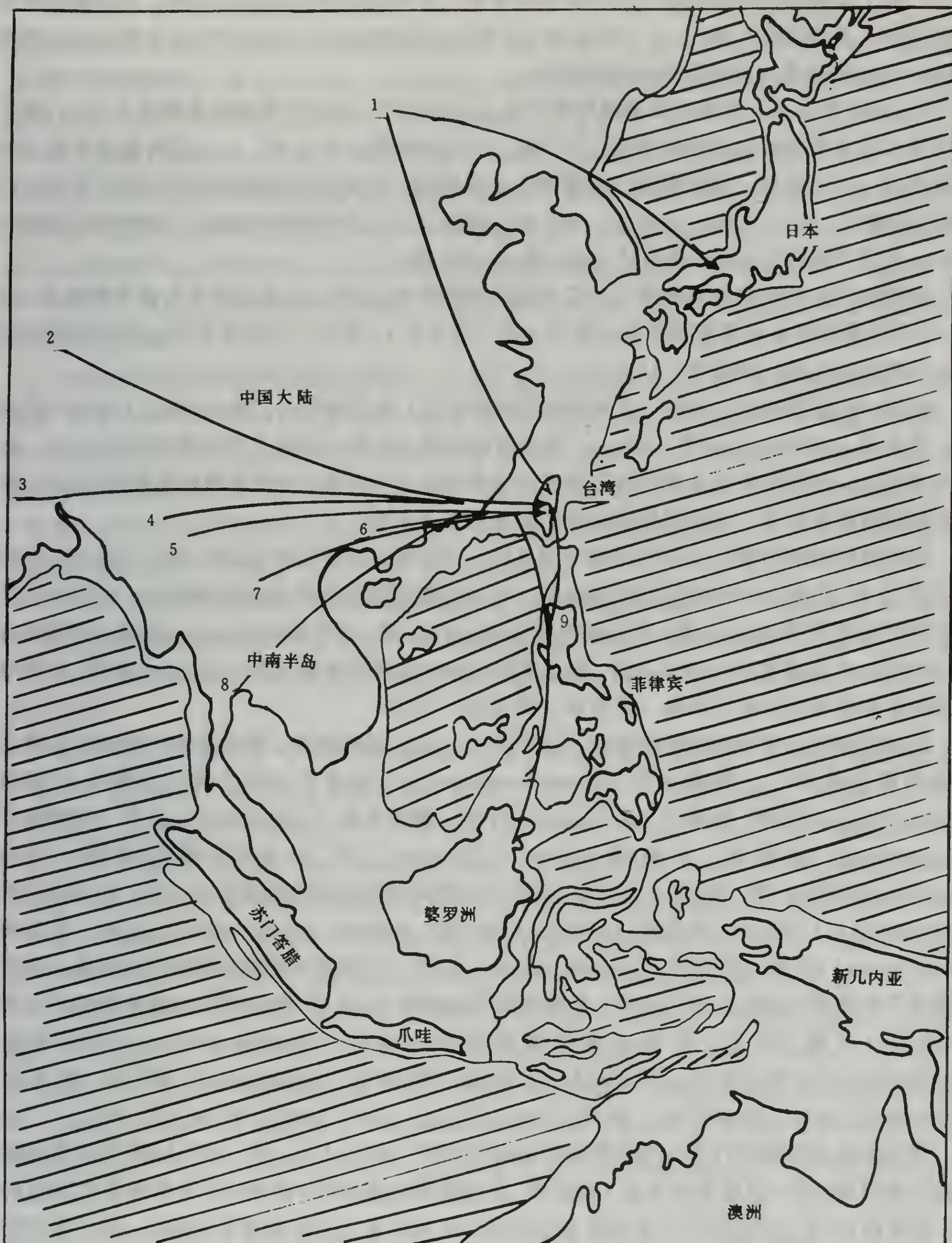


图 21-1　台湾和东亚、东南亚地区的大陆架（水深 200m）

从大陆和菲律宾迁徙到台湾的哺乳动物种类及迁徙途径

1. 日本鬣羚，梅花鹿；2. 黄鼬；3. 大鼯鼠，果子狸；4. 四川短尾鼩；5. 小鼯鼠，云豹；6. 穿山甲，食蟹獴；7. 刺鼠；8. 水鹿；9. 狐蝠（综合 Wang　1987 和 Lin　1983 绘成）

单元，除了硅藻外，其余微藻无法保存模式标本，大部分标本只能鉴定到属。淡水藻的情况也是如此，黄檀溪已分离出 60 个固氮淡水和海水蓝绿藻品系。吴俊宗已经分离出 400 多种 Pediastrum 属绿藻、蓝绿藻及硅藻活标本。

到 1993 年为止，台湾已知菌类种数约为 4 000 余种，约占世界菌类总数的 6.5%。第二次世界大战结束后所发现的真菌达 1 797 种，平均每年增加约 45 种。对一些具有经济意义的真菌类群，如毛霉目、核囊菌纲、房囊菌纲、堆菌纲、线菌纲及粘菌类已经开展了较系统的研究（陈瑞青　1992；Chen　1994）。1984 年台湾食品工业发展研究所建立了菌种保存及研究中心，目前共保存了 3 994 株菌株（407 属，1 704 种）。

台湾的现生蕨类植物种类繁多，其中有台湾特有种 55 种，分布区狭窄的稀有蕨类有 146 种。这些珍稀蕨类占台湾蕨类植物总数的 24%，其中有 44 种在二战结束后再也没有采集到标本，可能已经灭绝（蔡进来　1992）。

根据《台湾植物志》记载，台湾有维管植物 4 021 个分类单元，其中含有 74 亚种（彭镜毅，杨远波　1992；Peng 等　1994）。有特有植物约 900 种，约占全部植物种类的 25%。从 1990 年开始，台湾科学家与美国密苏里植物园等单位合作开展“台湾植物资源普查”工作，建立了台湾植物资料库，为台湾的植物研究与保护提供依据。

台湾周围海域中常见的浮游生物为桡足类，其数量占浮游生物总数的 50%～80%。已经记录到 23 科 37 属 106 种桡足类浮游生物。在台湾西南海域的浮游动物群落中，较常见的浮游生物有水母类的 *Aglara* 属、有孔虫类的 *Globigerina* 属、多毛类的 *Tomoptesis* 属、毛颚类的 *Sagitta* 属、介虫类的 *Conchoecia* 属、端足类的 *Hyperra* 属和软体动物 *Limacina* 属等。这些海洋浮游生物是海洋鱼类的饵料（黄哲崇，谭天锡　1992）。

台湾的海洋无脊椎动物种类繁多。迄今为止，人们对珊瑚类、软体动物、甲壳类及棘皮动物的研究较深入。珊瑚虫纲（Class Anthozoa）已记录了 303 个种，主要有石珊瑚（Scleractinia）223 种、海葵目（Actinaria）10 种、海鸡头目（Alcyonacca）42 种、柳珊瑚目（Gorgonacca）23 种等。水螅纲（Class　Hydrozoa）有 16 个种，钵水母纲（Class Scyphozoa）只有 1 种。据 Wu（1991）记录，台湾的海洋软体动物有 2 520 种，其中腹足纲（Gastropoda）1 800 种，双壳纲（Bivalvia）635 种，头足纲（Cephalopoda）50 种，掘足纲（Scaphopoda）15 种，多板纲（Polyplacophora）20 种。台湾的甲壳类动物也十分丰富，海产和淡水产虾类有 25 科 76 属 259 种，异尾类甲壳动物有 13 科 32 属 75 种，台湾的蟹类已记录到 23 科 142 属 293 种。此外还有属棘皮动物的海参（Holothuroidea）26 种，海星（Asteroidea）18 种，海胆（Echinodea）35 种，阳燧足（Ophiuroidea）25 种，海百合（Crinoidea）20 种（游祥平等　1992；Chao，Chang　1990；Chao，Alex，er　1991）。

台湾的鱼类种数估计在 2 500 种以上（邵广昭等　1992，Lin，等　1994），若加上目前知之甚少的深海鱼类，总数估计可达 3 000 种。全岛淡水鱼类共约 160 种，其中初级淡水鱼约 60 种，包括约 20 种台湾特有种。各条水系中的淡水鱼类区系之间存在着地理隔离，除了台湾铲颌鱼（*Varicorhinus barbatulus*）是全省分布外，其余淡水鱼类均分布于台湾岛的局部地区。根据对盐分的适应能力，邵广昭等（1992）将淡水鱼分为初级淡水鱼、次级淡水鱼和周缘淡水鱼。初级淡水鱼分布于河流上游和湖泊，终生生活在淡水环境中，如鲤科（Cyprinidae）。次级淡水鱼仅短期生活在海水中，如慈鲷科（Cichlidac）鱼类；周缘淡水鱼包括降海的洄游鱼，如鳗鱼、虎鱼、香鱼（*Plecoglossus altivelis*）等。台湾的鱼类数据库已经相当完整，并已与地理信息系统结合，可在全球信息网（WWW）上查询（Shao，Wang　1996）。

据估计，台湾已调查清楚的昆虫仅占其总数的 10%左右。据 1992 年的统计，台湾已记录到的昆虫有 17 609 种，多是具有经济意义的昆虫，其中 93%的研究由外国人完成，模式标本多藏于国外博物馆。从 1945 年起，台湾研究人员发表的昆虫新记录和新种稳步增加。台湾是蝴蝶王国，1994 年在阳明山又发现了 154 种蝴蝶，分属 9 科，其中 11 种为台湾特有种。1989 年，宽尾凤蝶（*Agehara maraho*）、珠光凤蝶（*Troides maellanus*）和大紫蛱蝶（*Sasakia charonda formosana*）被列为珍稀濒危动物加以保护。方尚仁（1987）设计了微机昆虫标本管理系统。台湾农业试验所应用该系统存储了 6 630 种鞘翅目昆虫、44 种同翅目昆虫、4 309 种膜翅目昆虫及 133 种蜻蛉目昆虫的信息。位于台中的自然科学博物馆自 1985 年开馆以来，收集昆虫标本约 25 万件，并建立电脑资料库，将每一只标本都列入记录，为台湾的昆虫相和多样性研究提供了重要的资料。

台湾的两栖动物和陆栖爬行动物约 119 种，其中两栖类 32 种，有 10 种为台湾特有种；蜥蜴类 33 种，其中 15 种为台湾特有种；蛇类 45 种，其中 9 种为台湾特有种；龟鳖类 5 种。台湾的两栖爬行动物与大陆两栖爬行动物区系之间的相似性较高。吕光洋等（1991）建立了台湾两栖爬行动物数据库，到 1992 年止，已录入 7 800 条两栖类记录和 1 300 条爬行类记录。近 5 年来，国立自然博物馆周文豪与黄文山又共同搜集了两栖类记录约 5 000 条及爬行类记录 3 200条（黄文山　1994）。

台湾的鸟类研究已经有近 140 年的历史。有 14 种特有种鸟类，约 70 种特有亚种。除少部分来自古北界外，大部分来源于东洋界。古北界的广布鸟类有煤山雀（*Parus ater*）、星鸦（*Nucifraga caryocatactes*）、鹪鹩（*Troglodytes troglodytes*）等中，只有海鸟分布于海拔 1 500m 以上地区。

台湾的哺乳动物区系与华东地区相似，但由于上万年的地理隔离，台湾哺乳动物已经演化出许多特有种类。台湾的小型哺乳类有 21 种，另外还有 2 个待确定种。台湾有 3 种松鼠：赤腹松鼠（*Callosciurus erythracus*）、长吻松鼠（*Drenomys pernyi*）和条纹松鼠（*Tamiops swinboei*）；3 种鼯鼠：大赤鼯鼠（*Petaurista petaurista*），白面鼯鼠（*P. alborufus*）和小鼯鼠（*Belomys pearsoni*）。台湾的小型哺乳动物区系分为下列 3 个区系：①北方温带系：包括 *Microtus*，*Micromys*，*Apdcmcco* 等；②大陆西南横断山脉系：包括 *Eothenomy*，*Soriculus*，*Anourosorex* 等；③亚洲南方热带系：包括 *B* and *icota*，*Mus*，*Rattus*，*Chimarrogale* 等（林良恭　1989）。

据记载台湾有 22 种翼手目动物，分属于 5 科 15 属。台湾有 5 种偶蹄目动物，它们是野猪（*Sus scrofa*）、日本鬣羚（*Capricornis crispus*）、梅花鹿（*Cervus nippon*）、水鹿（*C. unicolor*）和小麂（*Muntiacus reevesi*），其中梅花鹿已在野外灭绝。台湾的大型食肉动物有云豹（*Neofelis nebulosa*）和黑熊（*Selanarctus thibetanus*）。此外，还有 4 种鼬科动物和 3 种灵猫科动物。台湾猕猴（*Macaca cyclopis*）为台湾省特有种，可能是四五万年前的恒河猴（*Rhesus macgue*）迁徙到台湾后分化产生的物种（李玲玲　1989）。台湾猕猴也是广布种，分布于海拔 100～3 300m 地区。穿山甲分布在海拔 500～2 000m 地区。野兔（*Lepus sinensis*）分布于从海平面至海拔 2 000m 左右的地区（李玲玲，林良恭　1992）。

由于半个世纪以来台湾地区人口激增，使海拔较低地区的野生动物栖息地遭到严重破坏，除了梅花鹿外，台湾云豹、水獭、狐蝠都濒临灭绝，黑熊、水鹿、黄喉貂（*Martes flavigula*）被列入稀有种，穿山甲、石虎（*Felis bengalensis*）、小灵猫（*Vivirricula indica*）的生存也受到严重威胁（李玲玲，林良恭　1992）。

1972 年起，台湾开始全面禁捕野生动物。这项禁令对于保护鸟类效果显著，所有的标本

店停止了营业。但是由于中药材和野味市场继续存在，禁捕令对保护哺乳动物而言效果不显著。1974 年，台湾的第一个野生动物保护区——出云山保护区建立。出云山保护区面积 $58km^2$，主要保护猕猴、蓝腹鹇等物种。而后，台湾相继建立了其他保护区，总面积达 $350km^2$（表 21-1）。

进入 80 年代后，台湾日益重视野生动物保护，1983 年禁止台湾产野生动物出口，1985 年禁止犀角、皮以及虎骨等野生动物产品进口，1987 年开始执行 CITES，对 CITES 附录中禁止贸易的野生动植物物种采取发放进口许可证制度。

1982 年，台湾颁布了台湾水韭（*Isoetes taiwanensis*）、台湾穗花杉（*Amentotaxus formosana*）、台东苏铁（*Cycas taitungensis*）、台湾油杉（*Keteleeria davidiana*）等 11 种保护植物。同时，指定台湾狐蝠、台湾黑熊、水獭（*Lutra lutra chinensis*）和台湾云豹为珍稀保护兽类，林雕（*Ictinaetus malayensis*）、朱鹂（*Oriolus trailii ardens*）等 9 种鸟类为珍稀保护鸟类；玳瑁（*Eretmochelys imbricata squamata*）、革龟（*Dermochelys imbricata squamata*）等 5 种爬行动物为珍稀保护动物。

台湾目前从事生物资源保护工作的单位除各大专院校相关科系外，尚有各公园、研究院、自然博物馆、特有生物多样性研究保护中心、林业试验所和林务局等单位，并且形成了一个自然保护体系(表 21-1)。先后建立了 18 个自然保护区、4 个野生动物保护区和 5 个国家公园。加上 1983 年设立的 7 个海岸保护区和水源保护区，台湾已设立的自然保护区和国家公园面积占台湾总面积的 8.43%（徐国士 1995)。国家公园对生物多样性保护有着重要的意义，垦丁国家公园中的生态保护区有占台湾植物总数 50%以上的维管植物，并有占台湾 1/3 的蝴蝶和 60 多种留鸟。

表 21-1 台湾的大型自然保护区

名称	建立年代	面积（ha）	类型
垦丁国家公园	1984	32 631	海岸生态系统，热带雨林
玉山国家公园	1985	105 490	高山生态系统，阔叶林和针叶林
阳明山国家公园	1985	11 456	低山生态系统，亚热带森林
太鲁阁国家公园	1986	92 000	高山生态系统，河流生态系统
雪霸国家公园	1992	76 850	高山生态系统，河流生态系统
大武山自然保护区	1987	47 000	热带雨林，针叶林

注：此表引自白安颐（Patel，A. D.），林曜松 1989；叶世文 1996。

从 1992 年起，来自不同研究领域的研究人员在福山开展了长期的生态观测研究，以了解森林生态系统的结构与功能。这些研究包括对林下植被、鸟类和兽类的监测，以及对森林生物量和无脊椎动物分解者群落的研究。1994 年 12 月核定了 5 个长期生态研究站，即福山、鸳鸯湖、关刀溪、南仁山和塔塔加。这个研究项目的开展说明台湾的生态环境监测和生物多样性研究开始汇入国际主潮流。

参考文献

白安颐（Patel，A. D.），林曜松著，吴海音译. 1989. 台湾野生动物保育史. 农业委员会林业特刊第20号

蔡进来. 1992. 台湾蕨类之资源与研究状况. 见：彭镜毅主编. 台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集

曹文宣，陈宜瑜，武云飞，朱松泉. 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题，北京：科学出版社，118～129

陈道权，官之梅. 1985. 白鳍豚血液有形成分. 动物学杂志，20（6）：8～11

陈道权，官之梅. 1987. 白鳍豚某些血液生化指标的测定. 水生生物学报，11（4）：371～374

陈兼善，于名振. 1984. 台湾脊椎动物志（下）. 台北：商务印书馆

陈灵芝主编. 1993. 中国的生物多样性——现状及其保护对策. 北京：科学出版社

陈灵芝. 1994. 生物多样性保护现状及其对策. 见：钱迎倩、马克平主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京：中国科学技术出版社，13～35

陈佩薰，华元瑜. 1987. 三峡工程对白鳍豚的影响及物种保护. 见：中国科学院三峡工程生态与环境科研项目领导小组编. 长江三峡工程对生态与环境影响及其对策研究论文集. 北京：科学出版社，30～41

陈佩薰，刘沛霖，刘仁俊，林克杰. 1986. 白鳍豚的饲养研究. 水生生物学报，10（2）：120～135

陈佩薰，张先锋，魏卓，赵庆中，王小强，张国成，杨健. 1993. 白鳍豚的现状和三峡工程对白鳍豚的影响评价及保护对策. 水生生物学报，17（2）：101～111

陈瑞青. 1992. 台湾菌类资源调查之历史与现况. 见：彭镜毅主编. 台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集

陈伟烈. 1988.（西藏）植被的植物区系特征. 见：中国科学院青藏高原综合科学考察队编. 西藏植被. 北京：科学出版社，41～84

陈厦山，陈云鹤. 1990. 见：中国科学院昆明动物研究所编. 大灵猫的驯养与取香. 北京：林业出版社，128～143

崔克信. 1986. 中国自然地理. 古地理（下册）. 北京：科学出版社

杜恒俭，陈华慧，曹伯勋. 1979. 地貌学及第四纪地质学. 北京：地质出版社

范志勇. 1987a.《濒危野生动植物种国际贸易公约》简介. 野生动物，38（4）：7～8

范志勇. 1987b.《濒危野生动植物种国际贸易公约》的发展. 野生动物，39（5）：9～11

范志勇. 1994. 中国保护大熊猫及其栖息地工程与实施. 见：张安居、何光昕主编. 国际大熊猫保护学术研讨会论文集. 四川科学技术出版社，16～21

范志勇，宋延龄. 1994. 自然保护区体系在中国的重要性及大熊猫保护对策. 见：李渤生、詹志勇主编. 绿满东亚. 第一届东亚地区国家公园与保护区会议暨CNPPA/IUCN第41届工作会议文集. 北京：中国环境科学出版社，737～742

方尚仁. 1987. ICMS昆虫标本馆管理系统. 兴大昆虫学报，20：39～46

冯祚建，蔡桂全，郑昌琳. 1986. 西藏哺乳类. 北京：科学出版社

冯文慧，梁长林. 1986. 白鳍豚和中国江豚的听觉系统——耳蜗基膜的研究. 科学通报，11：862～864

傅逸贤. 1988. 冰期庐山气候的对比分析与冰雪积累量. 见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会主编. 第四纪冰川与第四纪地质论文集. 4：149～158

高安利，周开亚. 1993. 关于江豚的古籍记载及近代研究. 兽类学报，13（3）：223～234

葛　颂，洪德元. 1994. 遗传多样性及其检测方法. 见：钱迎倩、马克平主编. 生物多样性研究的原理与方

法．北京：中国科学技术出版社，122～140
葛 颂．1994．同工酶和植物进化生物学．见：陈家宽、杨继主编．植物进化生物学．武汉：武汉大学出版社，153～208
葛 颂，洪德元．1995．泡沙参复合体的物种生物学研究．Ⅲ．性状的遗传变异及其分类价值．见：植物分类学报．34（5）：433～443
葛 颂，王海群，张烂明，洪德元．1997．八面山银杉林的遗传多样性和群体分化．植物学报，39（3）：266～271
龚正达，段兴德，王应祥．1989．我国鼠类新纪录——梵鼠．地方病通报，4（2）：28～29
官之梅，陈道权，王克雄．1987．白鳍豚饲养池水质状况的研究．水生生物学报，11（2）：187～190
郭勤峰．1995．物种多样性研究的现状及趋势．见：李博主编．现代生态学讲座．北京：科学出版社，89～107
韩联宪．1993．中国鸟类一新纪录——楔嘴鹩鹛．动物分类学报，18（1）：128
韩兴国．1994．岛屿生物地理学理论与生物多样性保护．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社，83～103
韩兴国等．1995．关键种概念在生物多样性保护中的意义与存在问题．植物学通报（植物生态学专辑），168～184
贺金生，陈伟烈．1997．陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征．生态学报，17（1）：91～99
何新华．1993．植物基因工程研究进展及其潜在危险．科技导报，8：33～36
何业恒．1989．鄂、湘、川间大熊猫的变迁．野生动物，（2）：28～31
侯学煜．1988．中国自然地理．植物地理（下册）——中国植被地理．北京：科学出版社
胡东生，王世和．1994．青藏高原可可西里发现的旧石器．科学通报，39（10）：924～927
胡锦矗．1985．大熊猫的生态地理分布．南充师范学院学报，（2）：7～15
胡志昂，王洪新．1994．遗传多样性研究的原理和方法．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社，117～122
华元渝，高四新，张建．1994．白鳍豚自然种群数量及其锐减原因的分析．见：Zhou K.，Ellis S.，Leatherwood S.，Bruford M. and Seal U. S. eds. Baiji Population and Habitat Viability Assessment Workshop Report. 41～45
黄建辉．1994．物种多样性的空间格局及其形成机制初探．生物多样性，2（2）：103～107
黄哲崇，谭天锡．1992．台湾四周海域浮游动物种类及其分布的现况．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
黄舟维．1990．谁能除掉大米草．中国农牧渔业报，10月22日
Ishwaran，W．1989．自然资源和环境保护的立法．见：联合国教科文组织人与生物圈计划中国国家委员会主编．中国的自然保护．中国自然遗产保护与管理培训班文集．北京：联合国教科文组织人与生物圈计划中国国家委员会，119～121
吉汝安．1988．贵州第四纪地层与自然环境的探讨．中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编．第四纪冰川与第四纪地质论文集．5：94～99
计宏祥，徐钦奇，黄万波．1980．西藏吉隆沃马公社三趾马动物群．西藏古生物第一分册．北京：科学出版社，18～31
姜汉侨．1980．云南植被分布的特点及其地带规律性．云南植物研究，2（1～2）
江永棉．1992．台湾藻类研究现况．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
蒋志刚，王祖望．1995．哺乳动物的进化、灭绝及多样性保护．见：钱迎倩、甄仁德主编．生物多样性研究进展．北京：中国科学技术出版社，141～149
解 焱，汪 松．1995．国际濒危物种等级新标准．生物多样性，3（4）：234～239
金鉴明，王礼嫱，薛达元．1991．自然保护概论．北京：中国环境科学出版社

金瑞林主编．1990．环境法学．北京：北京大学出版社

赖景阳．1989．台湾的哺乳动物化石记录．见：台湾台北市动物园保育组主编．台湾动物地理渊源研讨会专集．25～48

兰道英，马世来，韩联宪．1995．滇西白眉长臂猿（Hylobates hoolock）分布、数量和保护．见：张洁等主编．中国兽类生物学研究．北京：中国林业出版社

李渤生．1994．珠穆朗玛峰自然保护区的初步评价．见：李渤生、詹志勇主编．绿满东亚．第一届东亚地区国家公园与保护区会议暨CNPPA/IUCN第41届工作会议文集．北京：中国环境科学出版社，519～525

李渤生．1988．西藏植被发展历史概述．见：中国科学院青藏高原综合科学考察队编．西藏植被．北京：科学出版社，23～40

李春生．1989．大陆与台湾的地理渊源．见：台湾台北市动物园保育组主编．台湾动物地理渊源研讨会专集．1～13

李迪强，杨奠安，张新时．1994．全球变化与过渡带生物多样性保护．见：李渤生、詹志勇主编．绿满东亚．第一届东亚地区国家公园与保护区会议暨CNPPA/IUCN第41届工作会议文集．北京：中国环境科学出版社，694～703

李华章，刘清泗．1988．北京平原第四纪环境演变初议．见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编．第四纪冰川与第四纪地质论文集．5：41～51

李玲玲．1989．从生物地理来探讨台湾猕猴来源．见：台湾台北市动物园保育组主编．台湾动物地理渊源研讨会专集．57～66

李玲玲．1991．台湾特殊的生态体系．见：姜善鑫主编．自然资源保育特辑

李玲玲，林良恭．1992．台湾哺乳动物之研究与现况．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集

李欣海，李典谟．1996．朱鹮种群生存力分析．生物多样性，4（2）：69～77

李义明，李典谟．1994．种群生存力分析的主要原理与方法．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：科学出版社，69～82

李致祥．1981．中国麝一新种记述．动物学研究，2（2）：57～61

李中明．1994．论生物多样性发展史研究的现状及意义．生物多样性，2（3）：169～172

林俊义，郑先佑．1990．台湾蜥蜴志．台北：台湾省立博物馆

林克杰，陈佩薰，华元瑜．1985．白鳍豚种群数量和资源保护．生态学报，5（1）：77～83

林良恭．1985．从台湾生物地理探讨台湾小哺乳动物之来源．见：台湾台北市动物园保育组主编．台湾动物地理渊源研讨会专集．67～84

林业部，WWF．1989a．中国大熊猫及其栖息地保护管理计划．见：林业部．世界野生生物基金会

林业部，WWF．1989b．中国大熊猫及其栖息地综合考察报告．见：林业部．世界野生生物基金会

林业部野生动物和森林植物保护司主编．1994．湿地保护与合理利用指南．北京：中国林业出版社

刘宏茂，许再富等．1993．滇南珍稀濒危植物迁地保护的策略与效果．植物引种驯化集刊．北京：科学出版社，8：165～168

刘兰锁．1988．长江三角洲地区晚更新世以来自然环境的演变．见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编．第四纪冰川与第四纪地质论文集．5：68～75

刘仁俊，林克杰．1982．白鳍豚的外伤治疗．海洋与湖沼，13（6）：548～552

刘仁俊，王丁，龚伟民，王小强，陈道权，王克雄．1987．人工饲养条件下白鳍豚的行为节律．水生生物学报，11（4）：337～343

刘仁俊，赵庆中．1994．白鳍豚内科疾病防治的初步研究．水生生物学报，18（2）：174～179

刘小如，林文宏．1992．台湾鸟类资料现况．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集

刘祖洞．1991．遗传学（第二版）．北京：高等教育出版社

柳建华．1994．中国移地保护的现状与展望．见：张友居、何光昕主编．成都国际大熊猫保护学术研讨会论

文集．四川科学技术出版社，1～3
陆文樑．1992．小麦外稃愈伤组织直接再生小穗和雌蕊结构的研究．实验生物学报，25（1）：9～15
陆文樑等．1992．离体培养下番红花花柱～柱头状物再生的研究．植物学报，34（4）：251～256
陆文樑等．1994．离体条件下诱导番茄果实状结构的再生．植物学报，36（6）：405～410
吕光洋，陈赐隆．1989．由两栖爬行动物相探讨台湾与大陆之关系．见：台湾台北市动物园保育组主编．台湾动物地理渊源研讨会专集．99～124
吕光洋，林政彦，庄国硕，赖俊祥．1992．台湾两栖及爬虫类之研究和其资料率．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
马克平．1993．试论生物多样性的概念．生物多样性，1（1）：20～22
马克平．1994．生物群落多样性的测度方法．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社，141～165
马克平，陈灵芝．1995．生态系统多样性：概念、研究内容与进展．见：钱迎倩、甄仁德主编．生物多样性研究进展．首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集．北京：中国科学技术出版社，464～470
马克平，钱迎倩．1994．《生物多样性公约》的起草过程与主要内容．生物多样性，2：54～57
马克平，钱迎倩，王晨．1994．生物多样性研究的现状与发展趋势．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社
马乃喜．1995．中国西北的自然保护区．西安：西北大学出版社
马世来等．1986．中国南部及邻近地区长臂猿的分类、分布和三个亚种的描述．动物学研究，7：394～410
马世来，韩联宪，陈志平．1995．独龙江流域资源鸟兽的现状及其评价．见：何大明等主编．高山峡谷人地复合系统的演进．昆明：云南民族出版社
马世来，王应祥，施立明．1990．麂属（Muntiacus）一新种．动物学研究，11（1）：47～53
马骧聪．1994．国际环境法导论．北京：社会科学文献出版社
马信祥等．1988．国家重点保护植物山红树濒危原因研究．云南植物研究，10：311～316
倪星群等．1995．人类 DNA 分型研究进展．国外医学遗传学分册，18（3）：142～145
潘凤英，沙润，李久生．1989．普遍地貌学．北京：测绘出版社
彭鸿绶，王应祥．1981．高黎贡山的兽类新种新亚种．兽类学报，1（2）：167～176
彭镜毅，杨远波．1992．台湾种子植物之研究与现状．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
彭燕章，杨德华，匡邦郁．1987．云南鸟类名录．昆明：云南科技出版社
彭怡泉，洪光，李清福，张平平，许文辉．1992．菌株背景资料库的现况与展望．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
浦庆余，陈霞，陈明，杨达源，黄家柱．1988．中国第四纪自然环境的基本特性和研究现状．见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编．第四纪冰川与第四纪地质论文集．5：1～13
钱　方．1988．几处中国早期人类化石遗迹的时代与自然环境．见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编．第四纪冰川与第四纪地质论文集．5：106～110
钱迎倩．1994．生物多样性与生物技术．中国科学院院刊，2：134～138
钱迎倩．1995．生物技术与生物多样性的保护和持续利用．见：钱迎倩、马克平主编．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社，217～224
钱迎倩，马克平．1994．生物多样性研究的原理与方法．北京：中国科学技术出版社
钱迎倩，马克平．1995．生物技术与生物安全．自然资源学报，10（4）：322～331
邵广昭，沈巨杰，丘台生，曾晴贤．1992．台湾鱼类之分布及其资料库．见：彭镜毅主编．台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
施立明．1990．遗传多样性及其保护．见：汪松、杜学浩．中国科学院生物多样性研讨会会议录．北京：中

国科学院生物科学与技术局，73～82
施立明. 1990. 遗传多样性及其保存. 生物科学信息，(2)：158～164
施立明，贾　旭，胡志昂. 1993. 遗传多样性. 见：陈灵芝主编. 中国的生物多样性——现状及其保护对策. 北京：科学出版社，31～113
苏鸿杰. 1992. 台湾之植群：山地植群带与地理气候区. 见：彭镜毅主编. 台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
宋朝枢，许再富等编. 1992. 主要珍稀濒危植物繁殖技术. 北京：中国林业出版社
宋延龄. 1993. 四十年海南坡鹿分布区和种群数量的变迁和原因. 见：夏武平、张洁主编. 人类活动影响下兽类的演变. 北京：中国科学技术出版社，102～107
宿　兵等. 1995. 中国黑冠长臂猿的遗传多样性及其系统分类关系（非损伤取样 DNA 序列分析). 中国科学技术协会第二届青年学术年会论文集（生命科学分册）
宿　兵，施立明，何光昕等. 1994. 大熊猫遗传多样性的蛋白电泳研究. 科学通报，39（8）：742～745
孙儒泳. 1987. 动物生态学原理. 北京：北京师范大学出版社
汪静明. 1991. 台湾河川的生态保育. 见：姜善鑫主编. 自然资源保育特辑
汪小荃，邹喻苹，张大明，洪德元. 1996. 银杉遗传多样性的 RAPD 分析，中国科学（C 辑)，26（5）：436～441
王　丁. 1994. 白鳍豚的保护. 见：Zhou，K.，Ellis，S.，Leatherwood，S.，Bruford，M.，Seal，U. S. eds. Baiji Population and Habitat Viability Assessment Workshop Report. 151～165
王洪新，胡志昂. 1996. 种子蛋白遗传多样性. 见：钱迎倩、甄仁德主编. 生物多样性研究进展. 北京：中国科学技术出版社，502～507
王俊浩. 1995. 鼎湖山自然保护区珍稀濒危植物的迁地保护. 见：钱迎倩、甄仁德主编. 生物多样性研究进展，北京：中国科学技术出版社，225～229
王丕列. 1992. 江豚形态特征和亚种划分问题. 水产科学，11（11）：4～9
王文等. 1995. 我国西南地区珍稀濒危动物的进化和保护遗传学研究. 大自然探索，14（4）：28～32
王献溥. 1994. 评世界保护联盟新的受威胁分类系统草案. 植物资源与环境，3：55～58
闻大中. 1992. 基因工程生物的生态影响及其评价. 应用生态学报，3（4）：371～377
文焕然，何业恒. 1981. 近五千年来豫鄂湘川间的大熊猫. 西南师范学院学报，(1)：87～93
World Resources Institute（WRI）等. 中国科学院生物多样性委员会译. 1993. 全球生物多样性策略. 北京：中国标准出版社出版
吴征镒，方尚仁，朱耀沂. 1992. 台湾昆虫资源调查及其资料库. 见：彭镜毅主编. 台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
吴征镒主编. 1980. 中国植被. 北京：科学出版社
吴征镒. 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究，1（1）：1～22
武云飞，陈宜瑜. 1980. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物与古人类，18：15～20
武云飞，谭齐佳. 1991. 青藏高原鱼类区系特征及形成的地史原因分析. 动物学报，37：135～151
徐伯亥，熊木林. 1985. 白鳍豚腐皮病致病菌的初步研究. 水生生物学报，9（1）：59～67
徐国士. 1995. 台湾地区自然保护工作现状. 见：李渤生、詹志勇主编. 绿满东亚. 第一届东亚地区国家公园与保护区会议暨 CNPPA/IUCN 第 41 届工作会议文集. 北京：中国环境科学出版社，140～148
徐学良. 1993. 黑龙江省兽类资源的变化及其原因. 见：夏武平、张洁主编. 人类活动影响下兽类的演变. 北京：中国科学技术出版社，136～141
许再富. 1988. 云南热带植物种质资源保护与利用. 云南植物研究增刊，113～124
许再富. 1996. 热带植物资源持续利用的原理与方法. 北京：科学出版社
许再富，陶国达. 1987. 地区性受威胁及优先保护综合评价方法探讨. 云南植物研究，9：193～202
薛达元，蒋明康. 1994. 中国自然保护区的建设与管理. 北京：中国环境科学出版社

颜重威. 1984. 台湾的野生鸟类（一）留鸟. 台北：度假出版社，181
颜重威. 1989. 从台湾生物地理探讨鸟类相. 见：台湾台北市动物园保育组主编. 台湾动物地理渊源研讨会专集. 85～97
颜重威. 1992. 台湾鸟类学文献目录. 台湾省立博物馆年刊，35：91～150
杨怀仁，陈西庆. 1988. 中国末次冰期的古气候. 见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编. 第四纪冰川与第四纪地质论文集. 5：22～40
杨岚等编著. 1995. 云南鸟类志. 上卷. 非雀行目. 昆明：云南科学技术出版社
易 水. 1996. 福音，还是祸水——遗传工程对农业发展影响的前瞻. 东方，1：46～48
叶世文. 1996. 台湾地区国家公园之保育. 海峡两岸自然保育与地理研讨会. 台北
殷寿华. 1993. 热带植物种子保存技术探讨. 见：热带植物研究论文报告集. 昆明：云南大学出版社，2：100～105
应俊生，张志耘. 1984. 中国植物区系中的特有现象. 植物分类学报，22（4）：259～298
游祥平，吴锡圭，巫文隆，戴昌凤，陈章波. 1992. 台湾海洋无脊椎动物相之研究概况. 见：彭镜毅主编. 台湾生物资源调查及资讯管理研讨会论文集
赵资奎. 1978. 晚白垩纪恐龙蛋壳变薄及有关问题的探讨. 古脊椎动物与古人类，16：213～221
张春光. 1995. 西藏地区的鱼类区系及动物地理学分析. 动物学集刊，12：311～327
张建华，朱靖. 1993. 自然保护区评价研究的进展. 农村生态环境，（2）：5～10
张荣祖. 1979. 中国自然地理（动物地理）. 北京：科学出版社
张先锋，刘仁俊，赵庆中，张国成，魏 卓，王小强，杨 健. 1993. 长江中下游江豚种群现状及评价. 兽类学报，13（4）：260～270
张先锋，王 丁，王克雄. 1994. 旋涡模型及其在白鳍豚种群管理中的应用. 生物多样性，2（2）：133～139
张先锋. 1994. 白鳍豚的种群现状及保护. 见：Zhou，K.，Ellis，S.，Leatherwood，S.，Bruford，M.，Seal，U. S. eds. Baiji Population and Habitat Viability Assessment Workshop Report. 61～68
张亚平等. 1995. 大熊猫微卫星 DNA 的筛选及应用. 动物学研究，16（4）：301～306
张 昀. 1987. 前寒武纪生命演化与化石记录. 北京：北京大学出版社
张知彬. 1994. 生物多样性保护的若干理论基础. 见：钱迎倩、马克平主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京：中国科学技术出版社. 36～54.
张之桐. 1988. 湖南第四纪冰缘现象与古气候初探. 见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编. 第四纪冰川与第四纪地质论文集. 5：159～166
郑作新，冯祚建，张荣祖，胡淑琴. 1981. 青藏高原陆栖脊椎动物区系及其演变的探讨. 北京自然博物馆研究报告. 9：1～21
郑锡奇，张简琳文，张仕纬. 1995. 南投县的哺乳类. 台湾省特有生物保育中心，132
朱 靖，龙 志. 1983. 大熊猫的变迁. 动物学报，29（1）：93～104
朱允铸，钟坚华，李文生. 1994. 柴达木盆地新构造运动及盐湖发展演化. 北京：地质出版社
中国科学院昆明动物研究所鸟类组. 1980. 高黎贡山地区脊椎动物考察报告. 第二册. 鸟类. 北京：科学出版社
中国科学院青藏高原综合科学考察队. 1984. 西藏气候. 北京：科学出版社
中国生物多样性保护行动计划总报告编写组. 1994. 中国生物多样性保护行动计划. 北京：中国环境科学出版社
中国科学院植物研究所主编. 1989. 中国珍稀濒危植物. 上海：上海教育出版社
周本雄. 1978. 披毛犀和猛犸象的地理分布、古生态与有关古气候问题. 古脊椎动物与古人类，16：47～59
周开亚. 1993. 人类活动和中国的水兽. 见：夏武平、张洁主编. 人类活动影响下兽类的演变. 北京：中国科学技术出版社，21～25
周开亚，孙 江，高安利. 1994. 长江下游白鳍豚种群现状. 见：Zhou，K.，Ellis，S.，Leatherwood，S.，

Bruford，M.，Seal，U. S. eds. Baiji Population and Habitat Viability Assessment Workshop Report. 83～99
周开亚. 1982. 关于白鳍豚的保护. 南京师范学院学报（自然科学版），(4) ：71～74
周开亚. 1991. 受胁动物的等级审定. 动物学杂志，26 (5) ：56～59
周开亚. 1992. 白鳍豚研究的概况. 生物学通报，(7) ：21～23
周明镇. 1963. 哺乳类化石与更新世气候. 古脊椎动物与古人类，7 (4) ：362～367
周慕林. 1988. 关于中国东部第四纪冰期问题的不同见解. 见：中国地质学会第四纪冰川与第四纪地质专业委员会、江苏省地质学会主编. 第四纪冰川与第四纪地质论文集 5：134～148
周叔昆，严富华，梁香龙，叶永英. 1978. 北京平原第四纪晚期孢粉分析及意义. 地质科学，(1) ：55～64
Ayala，F. J.，J. W. Valentine. 1979. 胡楷译. 现代综合进化论. 成都：四川教育出版社，1990. 114～136，294～325
Cummings. 1987. 蔡武城等译. 现代遗传学. 长沙：湖南科学技术出版社
Duesing，J. 1992. 王静译.《生物多样性公约》及其对生物技术研究的影响. 生物多样性，1994，2：118～124
Dunbar，C. O. 1990. 化石. 见：蓝秀译 . Lapedes，D. N. 主编. 科学技术百科全书 13 卷：古生物学、古人类学. 北京：科学出版社，67～71
Keeler，K. H. 1988. 能否保证在环境中释放的基因工程生物体的安全性. 见：王璋瑜译. 生物技术通报，1990 (1) ：1～10
Kimmins，J. P. 1987. 文剑平等译. 森林生态学. 北京：中国林业出版社，1992
McNeely，J. A. et al. 1992. 中国科学院生物多样性委员会，生物多样性译丛（一）. 北京：中国科学技术出版社，1～94
Merrell，D. J. 1981. 黄瑞复译. 1991. 生态遗传学. 北京：科学出版社
Pielou，E. C. 1985. 卢泽愚译. 数学生态学（第二版）. 北京：科学出版社，1991
Stebbins，G. L. 1963. Variation and Evolution in Plants. New York：Columbia University Press，1950. 复旦大学遗传学研究所译. 植物的变异和进化. 上海：上海科学技术出版社
Wilson，L. R. 1990. 孙湘君译. Lapedes，D. N. 主编. 孢粉学. 见：科学技术百科全书 13 卷、古生物学、古人类学. 北京：科学出版社，3～5
吴鲁夫（Горбоъ. В. И.）. 1957. 仲崇信等译. 历史植物地理学. 北京：科学出版社，1964 译
Abelson，P. H. 1991. Resources of Plant Germplasm. Science，253：833～834
Addicott，J. F. 1978. The population dynamics of aphids on fireweed：a comparison of local populations and metapopulations. Canadian Journal of Zoology，56：2554～2564
Aldridge，R. J. 1988. Extintion and survival in the Conodonta. In：Larwood，G. P.，ed. Extinction and Survival in the Fossil Record (Systematics Association special volume No. 34). Oxford University Press，231～256
Allard，R. W.，Kahler，A. L.，Weir，B. S. 1971. Isozyme polymorphisms in barley populations. Barley Genetics，2：1～13
Altokhov，Y. P. 1982. Biochemical population genetics and speciation. Evolution，36：1168～1181
Alvarez，L. W.，Alvarez，W.，Asaro，F. et al. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science，208：1095～1108
Alvarez，L. W.，Muller，R. A. 1984. Evidence from crater ages for periodic impacts on the earth. Nature，308：712～720
Alvarenz，L.，Alvarenz，W.，Asaro，F.，Michel，H. V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science，208：1095～1108
Ames，M. H. 1991. Saviing some cetaceans may require breeding in captivity. BioScience，41：746～749

Andrewartha, H. G., Birch, L. C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago: University of Chicago Press

Anstey, R. L. 1978. Taxonomic survivorship and morphologic complexity in Paleozoic bryozoan genera. Paleobiology, 4：407～418

Anstey, R. L. 1986. Bryozoan provinces and patterns of generic evolution and extinction in the Late Ordovician of North America. Lethaia, 19：33～51

Archibold, O. W. 1995. Ecology of World Vegetation. London: Chapman and Hall

Armbruster, P., Lande, R. 1993. A population viability analysis for African Elephant (Loxodonta africana): how big should reserve be? Conservation Biology, 7：602～610

Arndd, S. J. 1972. Species densities of predators and their prey. American Naturalist, 106：220～236

Ashir, A. 1971. Evolution of the world collection of safflower, Carthamus tinctorius L. I. Reaction to several diseases and associations with morphological characters in Israel. Crop Science, 11：253～257

Ashworth, J. W., Corlett, R. T., Dudgeon, D., Melville, D. S., 1993. Tang, W. S. M. Hong Kong Flord and Fauna: Computing Conservation. World Wide Fund for Nature Hong Kong, Hong Kong：24

Atkinson, I. 1989. Introduced animals and extinction In Western D. S. and M. Pearl: Conservation for the Twenty-first Century. New York: Oxford University Press, 54～76

Avise, J. C. 1986. Mitochonrial DNA and the evolutionary genetics of higher animals. philos. Trans. R. Soc., London: B. 312：328～334

Avise, J. C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. New York: Chapman and Hall

Ayala, F. J., Kiger, J. A. Jr. 1984. Modern Genetics. 2nd ed. Menlo Park: Benjamin

Baars, M. A., Dijk Van, T. H. 1984. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. Journal of Animal Ecology, 53：375～388

Baars, M. A. 1979. Patterns of radioactive carabid beetles. Oecologia, 44：125～140

Ballard, W. B., Spraker, T. 1979. Unit 13 wolf studies: Alska Department of Fish and Game Projects W—17—9 and W—17—10 progress report

Ballou, J. D., Oakleaf, R. 1989. Demographic and genetic captive-breeding recommendations for black-footed ferrets. In: Seal, U. S., Thorne, E. T., Bogan, M. A., Anderson, S. H. eds. Conervation Biology and the Black-Footed Ferret. Yale University Press

Ballou, J. D. 1994. Strategies for maintainiag genetic diversity in captive population therough reproductie technolgy. Zoo Biology, 3：311～323

Balouet, J. C., 1990. Alibert, E. Extinction Species of the World. New York: Barron's Educational Series, Inc

Barrett, J. M., 1986. Abramoff, P., Kumaran, A. K., Millington, W. F. N. J. Biology. Englewood Cliffs: Prentice-Hall

Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. In: Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 35～57

Bengtsson, J. 1989. Interspecific competition increases local extinction rate in a metapopulation system. Nature, 340：713～715

Berger, J. 1990. Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in Bighorn Sheep. Conservation Biology, 4 (1)：91～98

Bibby, C. J. et al. 1992. Putting Biodiversity on the Map: Global Priorities for Conservation. ICBP, Cambridge, UK

Biggins, D. E., Godbey., J. 1993. Influence of Pre-Release Experience on Reintroduced Black-Footed Ferrets

(Mustela nigripes). U. S. Fish and Wildlife Service, NERC, Fort Collins. CO

Bock, W. J. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. Evolution, 24 : 704～722

Bock, W. J. 1972. Species interactions and macroevolution. Evolutionary Biology, 5 : 1～24

Bock, W. J. 1979. The synthetic explanation of macroevolutionary change-a reductionistic approach. In: Schwartz, J. H. ,Rollins, H. B. eds. Models and Methodologies in Evolutionary Theory. Bulletin Carnegie Museum Natural History. 13 : 20～69

Bock, W. J. 1986. Species concepts, speciation and macroevolution. In: Iwatsuki, K. , Raven, P. H. , Bock, W. J. eds. Modern Aspects of Species. Tokyo: University of Tokyo Press, 31～57

Bond, W. J. 1993. Keystone Species. In: Schulze, E-D. Mooney, H. A. eds. Biodiversity and Ecosystem function. Berlin: Springer-Verlag, 67～96

Boorman, S. A. , Levitt, P. R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. Theoretical Population Biology, 4 : 85～128

Boycott, A. E. 1930. Are-survey of the fresh-water mollusca of the parish of Aldenham after ten years with special reference to the effect of drought. Transactions of the Hertfordshire Natural History Society, 19 : 1～25

Bradshaw, A. D. 1984. Ecological significance of genetic variation between populations. In: Dirzo, R. , Sarukhan, J. eds. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderlsnd: Sinauer, Mass. , 213～228

Broechker, W. S. , Denton, G. H. 1990. What drives glacial ages? Scientific American, 262 : 48～56

Bronmark, J. H. 1985. Freshwater snail diversity; effects of pond area, habitat heterogeneity and isolation. Oecologia, 67 : 127～131

Brown, A. H. D. et al. eds. 1983. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Sunderland: Sinauer, 43～63

Brown, A. H. D. 1978. Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. Theor. Appl. Genet. , 52 : 145～157

Brown, E. S. 1951. The relation between migration rate and type of habitat in aquatic insects with special reference to certain species of Corixidae. Proceedings of the Zoological Society of London. 121 : 539～545

Brown, J. H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. American Naturalist, 105 : 467～478

Brown, J. H. , 1983. Gibson, A. C. Biogeography. St Louis: The C. V. Mosby Company

Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribition of species. American Naturalist, 124 : 253～279

Burgman, M. A. et al. 1992. Shrews in suburbia: an application of Goodman' s extinction model. Biological Conservation, 61 : 117～123

Burkey, T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. Oikos, 55 : 75～81

Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. Annual Review in Ecological Systematics, 6 : 339～364

Caicco, S. C. , Scott, J. M. 1995. A GAP analysis of management status of the vegetation of Idaho. Conservation Biology, 19 (3) : 498～511

Carson, H. L. 1982. Speciation as a major reorganization of polygenic balances. In: Barigozzi, C. ed. Mechanisms of Speciation. New York: Alan R. Liss, 411～433

Casper, R. et al. 1992. The biosafety results of field tests of genetically modified plants and microoganisms. Proceedings of 2nd International Symposium. Germany: Goslar, 1～296

Caswell, H. , Cohen, J. E. 1991. Disturbance intraspecific interaction, and diversity in metapopulations.

Biological Journal of Linnean Society, 42 : 266～289

Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. Journal of Animal Ecology, 63 : 215～244

Center for Plant Conservation. 1991. Genetic sampling guidelines for conservation collections of endangered plants. In: Falk, D. A., Holsinger, K. A. eds. Genetics and conservation of Rare Plants New York: Oxford University Press, 224～238

Chaloner, W. G., Hallam, A. 1988. Evolution and Extinction. London: Royal Society

Chao, S. M. and Alexander, P. S. 1991. Two sea cucumbers (Echindermata: Holothuroidea) newly recorded from Taiwan. Journal of Taiwan Museum, 44 : 163～167

Chao, S. M., Chen, C. P. and Chang, K. H. 1990. Two sea sewly recorded asteroids (Echinodermata: Asteroidea) from northeastern Taiwan. Yushania, 7 : 1～5

Chen P., Hua, Y. 1989. Distribution, population size and protection of Lipotes vexillifer. In: Perrin, W. F., Brownell, R. L. Jr., Zhou, K., Liu, J. eds. Biology and Conservation of the River Dolphins. Occasional Papers of the IUCN SSC, No. 3

Chen, Peixun, Zhang, X., Wang, D. 1992. Conservation of the endangered baiji, Lipotes vexillifer, China. In: Joseph W. ed. Proceedings of the 23rd Annual IAAAM Conference, Hong Kong: 2～10

Chen, Z. -C. 1994. Floristic diversity of higher fungi in Taiwan. In: Peng., C. I., Chou, C. H. eds. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 195～201

Cherfas, J. 1991. Disappearing mushrooms: another massive extinction Science, 254 : 1458

Cherfas, J. 1993. Backgarden biodiversity. Conservation Biology, 7 : 6～7

Chou, L. -S., Yeh, J. -F., Huang, C. 1994. Long-term ecological research in Fushan forest-bird community. In: Peng, C. -I. and Chou, C. H eds. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 419～423

Chu, Y. -I., Chang, H. C. 1994. Long-term ecological research in Fushan forest-invertebrate decomposer. In: Peng, C. -I., Chou, C. H. eds. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 411～418

Clark, C. W. 1976. Mathematical Bioeconomics: the Optimal Management of Renewable Resources. New York: John Wiley and Sons

Clausen, J. D. 1951. Stages in the Evolution of Plant Species. Ithaca, New York: Conell University Press

Cobert, G. B., Hill, J. E. 1980. A World List of Mammalian Species. Ithaca, New York: Cornell University Press

Coddington, J. A., C. E. Griswold, D. S. Davila, E. Penaranda and S. F. Larcher, 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. In: Dudley, E. C. ed. The Unity of Evolutionary Biology. Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology

Coghlan, A. 1992. Will altered crop genes run wild in the country? New Scient, 133 (1813) : 21

Collicott, J. B. 1986. On the intrinsic value of non human species. In: Norton, B. G. ed. The Preservation of Species: The Value of Biological Diversity. Princeton, NJ: Princeton University Press, 138～172

Collins, N. M., Morris, M. G. 1995. Threatened Swallowtail Butterflies of the World. The IUCN Red Data Book. IUCN, Gland and Cambridge

Colwell, R. K. 1994a. Potential ecology and evolutionary problems of introducing transgenic crops into the environment. In: Krattiger, A. F. et al. eds. Biosafety for Sustainable Agriculture. ISSAAA/SEI. 33～46

Colwell, R. R. 1994b. Biodiversity and biotechnoligy: A new partnership. In: Ching-I Peng, C. -I. et al.

eds. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. 1～5

Comins, H. N., Hamilton, W. D., May, R. 1980. Evolutionary stable dispersal strategies. Journal of Theoretical Biology, 82: 205～230

Connor, E. F., Faeth, S. H., Simberloff, D. 1983. Leafminers on oak: the role of immigration and in situ reproductive recruitment. Ecology, 64: 191～204

Conway, W. G. 1980. An overview of captive propagation. In: Soule, Wilcox eds. Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective. Massachusetts. Sunderland: Siinauer Associates, Inc. 199～208

Conway, W. G. 1988. Can technology aid species preservation? In: Wilson, E. O., Peter, F. M. eds. Biodiversity. Washington, D. C.: National Academy Press, 263～268

Corlett, R. T. 1996. Human Impact on the flora of Hong Kong Island. In: Jablonski, N. ed. Proceedings of the 4th International Conference on the Evolution of the East Asian Enveronment Centre of Asia Studies Hong Kong

Cowling, R. M., Hilton-Taylor, C. 1994. Patterns of plant diversity and endemism in Southern Africa. In: Huntley, B. J. ed. Botanical Diversity in Southern Africa. Pretoria: National Botanical Institute, 31～53

Cox, C. B., Moore, P. D. 1993. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach. London: Blackwell Scientific Publications

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. American Naturalist, 137: 27～49

Currie, D. J., Paquin, V. 1987. Large scale biogeographical patterns of species richness of Trends in Evolution and Ecologys. Nature, 329: 326～327

Dallmeier, F. 1992. Long-term monitoring of biological diversity in tropical areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB Digest 11. Paris: UNESCO

Darwin, C. 1859 On the Origin of Species. (6th ed.) London: John Murray. 1872

Darwin, C. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray den Boer, P. J. 1968. Spreading of risk and stablization of animal numbers. Acta Biotheoretica, 18: 165～194

Deshayes, A. F. 1994. Environmental and social impacts of GMOs: What have we learned from the past few years? In: Jones D. D. ed. The Biosafety Results of Field Test of Genetically Modified Plant and Microorganisms. Proceedings of the 3rd International Symposium. California: U. S. A. 5～19

di Castri, F. 1990. Ecosystem function of biological diversity. Biology International Special Issue, 22

di Castri, F. et al. 1992. Inventoring and monitoring biodiversity. Biology International Speciel Issue, 27

di Castri, F., Vernhes, J. R., Younes, T. 1992. A proposal for an international network on inventorying and monitoring of biodiversity. Biology International, 27: 1～27

Diamond, J. M., May, R. M. 1981. Island biogeography and the design of natural reserves. In: May, R. M. ed. Theoretical Ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 163～186

Diamond, J. M. 1975a. Assmebly of species communities. In: Cody, M. L., Diamond, J. M. ed. Ecology and Evolution of Communities. The Beckrap Press of Harvard University, 342～444

Diamond, J. M. 1975b. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biological Conservation, 7: 129～146

Diamond, J. M. 1979. Population dynamics and interspecific competition in bird communities. Fortschritte der Zoologie, 25: 389～402

Diamond, J. M. 1984. Normal extinction of isolated populations. In: Nitecki, M. H. ed. Extinctions: Chicago: University of Chicago Press, 191～246

Dillon, L. S. 1973. Evolution, Concepts and Consequences. Saint Louris: The C. V. Mosby Company

Dobzhansky, T. 1982. Genetics and the Origin of Species. 1973a. New York: Columbia University Press, Reprint ed

Dobzhansky, T. 1973b. Genetic nature of species differences. American Naturalist, 71 : 404～420

Dott, R. H., Batten, R. L. 1988. Evolution of the Earth. New York: McGraw-Hill Book Company

Dressler, R. L. 1981. The Orchids: Natural History and Classification. Cambridge, Mass: Havard University Press

Driesel, A. J. 1996. Education in biosafety: aims of curriculum safety in biotechnology. In: Symposium: Safety in Biotechnology, China

Dugeon, D. and Corlett, R. T. 1994. Hills and Streams: An Ecology of Hong Kong. Hong Kong: Hong Kong University Press

Ebenehard, T. 1995. Conservation breeding as a tool for saving animal species from extiction. Trends in Evolution and Ecology, 10 : 438～443

Ehrenfeld, D. W. 1988. Why put a value on biodiversity? In: Wilson, E. O., Peter, F. M. eds. Biodiversity. Washington D. C.: National Academy Press, 212～216

Ehrlich, P. R., Raven, P. H. 1969. Differentiation of populations. Science, 165 : 1228～1232

Ehrlich, P. R. 1965. The population biology of the butterfly (Euphydryas editha) Ⅱ, the structure of the Jasper ridge colony. Evolution, 19 : 327～336

Ehrlich, P. R., Ehrlich, A. H. 1981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species. New York: Random House

Ehrlich, P. R. et al. 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. Science, 188 : 221～228

El-Kassaby, Y. A. 1991. Genetic variation within and among conifer populations: review and evaluation of methods. In: Fineschi, S. et al. eds. Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest. Trends in Evolution and Ecologys. 61～76

Eldredge, N. 1985. Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought. New York: Oxford University Press

Eldredge, N. 1989. Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches, and Adaptive Peaks. New York,: Hill Publishing Company

Eldredge, N., Cracraft, J. 1980. Trogenetic Patterns and the Evolutionary Process. New York: Columbia

Eldredge, N. and S. J. Gould. 1974. Reply to Hecht. 1980. Evolution Biology, 7 : 303～308

Eldredge, N., Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: T. J. M. Schopf. ed. Models in Paleobiology. San Francisco: W. H. Freeman, Cooper, 82～115

Elliot, R. 1992. Intrinsic value, environmental obligation and naturalness. Monist, 75 : 138～160

Ellis, R. E. 1988. The Viability equation, seed viability nomographs, and practical advice on seed stroage. Seed Science and Technol, 16 : 29～50

Eloff, J. N., Powrie, L. W. 1990. How many plants are needed for ex situ conservation to ensure the subsequent establishment of viable population? In: He, S. et al. ed. Proceedings of the International Symposium on Botanic Gardens. Jiangsu Science and Technology Publishing House, 19～104

Eudey, A. A. 1980. Pleistocene glacial phenomena and the evolution of Asian macaques. In: D. G. ed. The Macaques Lindburg. New York: van Nostrand reinhold Co, 52～83

Ewens, W. J. et al. 1987. MVP size in the presence of catastrophe. In Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 59～78

Ewens, W. J. 1989. The effective population size in the presence of catastrophes. In: Feldman, M. W. ed. Mathematical Evolutionary Theory. Princeton: Princeton University Press

Fahrig, L., Merriam, G. 1985. Habitat patch connective and population survival. Ecology, 66: 1762～1768

Falconer, D. S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. (2nd ed.), London: Longman

Falk, D. A., Holsinger, K. E. eds. 1991. Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: Oxford University Press

Faith, D. P. 1994. Phylogenetic diversity: a general framework for the prediction of feature diversity. In: Forey, P. I., Humphries, C. J., Vane-Wright, R. I. eds. Systematics and Conservation Evaluation. Oxford: Clarendon Press, Systematics Association Special Volume No. 50. 251～268

Fan, Z., Song Y. 1991. Biodiversity conservation and problems we face in China. In: Japan Wildlife Research Center. ed. Proceedings of the Workshop on Conservation of Biological Diversity in East Asia. Tokyo: Japan Wildlife Research Center, 27～36

Fan, Z., Song Y. 1993. On importance of nature reserves in nature conservation in China and giant panda protection. Tigerpaper, 20 (2): 23～27

Fiedler, P. L., Jain, S. K. eds. 1992. Conservation Biology. London: Chapman and Hall

Fisher, R. A. et al. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in random sample of an animal population. Journal Animal Ecology, 12: 42～58

Fitter, R., Fitter, M. ed. 1987. The Roadto Extinction. IUCN, Gland, Switzerland

Flemming, T. H. 1973. Numbers of mammal species in north and central americanforest communities. Ecology, 54: 555～563

Flesness, N. R. 1990. Mammalian extinction rates: background to the black-footed ferret drama. In: Seal, U. S., Thorn, E. T., Bogan, M. A., Anderson, S. H. eds. Conservation Biology and the Black-Footed Ferret. New Haven: Yale University Press, 3～9

Flint, R. F. 1971. Glacial and Quaternary Geology Wilex. New York

Folsome, C. E. 1979. The Origins of Life. San Francisco: W. H. freeman and Company

Fowler, D. P., Morris, R. W. 1997. Genetic diversity in red pine: evidence for low genic heterozygosity. Can. J. For. Res., 7: 343～347

Frankel, O. H., Soule, M. E. 1981. Conversation and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 10～30

Frankel, O. H., Brown, A. H. D., Burdon, J. J. 1995. The Conservation of Plant Biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press

Franklin, I. A. 1980. Evolutionary change in small populations. In: Soule', M. E., Wilcox, B. A. eds. Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 135～149

Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes. Ecological Applications, 3 (2): 202～205

Fu, L. -K. ed. 1992. China Plant Red Data Book-Rare and Endangered Plants. Beijing and New York: Science Press

Fursich, F. T., Jablonski, D. 1984. Late Triassic naticid drillholes: carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate. Science (Wash), 224: 78～80

Futuyma, D. J. 1987. On the role of species in anagenesis. American Naturalist, 130: 465～473

Gadgil, L. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. Ecology, 52: 253～261

Gadgil, M., Guha, R. 1992. This Fissured Land: An Ecological History of India. Oxford: Oxford University Press

Gamez, R., Gauld, I. 1993. Costa Rica: an innovative approach to the study of tropical biodiversity. In: LaSalle, J., Gauld, I. D. ed. Hymenoptera and Biodiversity, CAB International, Wallingford, UK,

329～336

Gao, A., Zhou, K. 1993. Growth and reproduction of three populations of finless porpoise, *Neophocaena phocaenoides*, in Chinese waters. Aquatic Mammals, 19 (1) : 3～12

Gaston, K., Lawton, J. H. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. Oikos, 58 : 329～335

Geist, V. 1986. On speciation in Ice Age mammals, with special reference to cervids and caprids. Canadian Journal of Zoology, 65 : 1067～1084

Gene Exchange. 1995a. USDA biotechnology risk assessment research. 5 (4), 6 (1) : 5

Gene Exchange. 1995b. What's coming to market? An update on commerciailization. 6 (2 and 3) : 8～9

Gene Exchange. 1995c. Around the world, European union, 6 (2 and 3) : 12～13

Ghiselin, M. T. 1974. A radical solution to the species problem. Systematic Zoology, 23 : 536～644

Ghiselin, M. T. 1987. Species concepts, individuality, and objectivity. Biological Philosophy, 2 : 127～143

Gilpin, M. E., Diamond, J. M. 1976. Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. Proceedings of the National Academy of Science. USA. 73 : 4134～4230

Gilpin, M. E., Diamond, J. M. 1981. Immigration and extinction probabilities for individual species: relation to incidence functions and species colonization curves. Proceedings of the National Academy of Science. USA. 78 : 392～396

Gilpin, M. E., Soule, M. E. 1986. Minimum Viable Population, the Proceses of Species Extinctions. In: Soule, M. E. ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, Mass: Sinauer Associates, 13～34

Gilpin, M. E. 1988. A comment on Quinn and Hastings: extinction in subdivided habitats. Conservation Biology, 2 : 290～292

Gilpin, M. E. 1987. Spatial structure and population vulnerability. In: Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 125～139

Gilpin, M. E. 1975. Group Selection in Predator-Prey Communities. Princeton: Princeton University Press

Gilpin, M. E. 1990. Extinction of finite metapopulation in correlated environments. In: Shorrocks, B., Swingland, I. R. eds. Living in a Patchy Environment. Oxford: Oxford Science Publications, 177～186

Gilpin, M. E., Soule', M. E. 1986. Minimum viable population: the processes of species extinctions. In: Soule', M. E. ed. Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity . Sunderland, Mass. : Sinauer Associates, 13～34

Glenn-Lewin, D. C. 1977. Species diversity in north american temperate forest. Vegetatio, 33 : 153～162

Glipin, M. E., Diamond, J. M. 1980. Subdivision of natural reserves and the maintenance of species diversity. Nature, 285 : 567～569

Gilpin, M. E., Hanski, I. 1991. Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. Biological Journal of the Linnean Society, Academic Press

Gingerich, S. C. 1985. Black-footed ferret habitat: some management and reintroduction considerations. Wyoming BLM Wildlife Technical Bulletin 2

Good, R. 1974. The Geography of the Flowering Plants. London: Longman Group Ltd

Goodman, D. 1987. How do any species persist? Lessons for Conservation Biology, 1 : 59～62

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. In Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 11～34

Gottlieb, L. D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. ion reserve size, and federal lands management: a critique. Conservation Biology, 4 (2) : 127～134

Gurney, W. S. C., Nisbert, R. M. 1978. Single population fluctuations in patchy environments. American

Naturalist, 112 : 1075～1090

Gysel, L. W. 1951. Borders and openings of beech-maple woodlands in southern Michigan. Journal of Ecology, 49 : 13～19

Hail, S. M. et al. 1993. Population viability analysis for a small population of red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) and an evaluation of enhancement strategies. Conservation Biology, 7 : 289～301

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. Journal of Theoretical Biology, 7 : 1～16

Hamilton, W. D., May, R. M. 1977. Dispersal in stable habitats. Nature, 269 : 578～581

Hammond, P. M. 1992. Species inventory. In: WCMC, Global diversity status of the Earth's living resources. London: Chapman and Hall, 17～39

Hamrick, J. L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. In: Soltis, D. E., Soltis, P. S. eds. Isozymes in Plant Biology, Portland: Dioscorides Press, 87～105

Hamrick, J. L., Godt, M. J. W. 1982a. Allozyme diversity in plant species. 1990

Hanski, I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Okios, 38 : 210～221

Hanski, I. 1982b. Distributional ecology of anthropochorous plants in village surrounded by forest. Annales Botanici Fennici, 19 : 1～15

Hanski, I. 1984. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*sorex* and *Neomys*). Annales Zoologici Fennici, 21 : 157～165

Hanski, I. 1985a. What does a shrew do in an energy crisis? In: Sibily, R. M., Smith, R. H. eds. Behavioural Ecology. Oxford: Oxford Blackwell, 247～252

Hanski, I. 1985b. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. Ecology, 66 : 335～345

Hanski, I. 1986. Population dynamics of shrews on small islands accords with the equilibrium model. Biological Journal of the Linnean Society, 28 : 23～36

Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? Trends in Evolution and Ecology, 4 : 113～114

Hanski, I. 1991. Metapopulation Dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 3～16

Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 17～38

Harris, H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. Proc. Roy. Soc., London (B): 164 : 298～310

Harris, L. D. 1984. The Fragmented Forest: Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity. Chicago: The University of Chicago Press

Harris, L. D. 1985. Conservation corridors: ahighway system for wildlife. ENFO Report. 85～5

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 73～88

Harrison, S., Murphy, D. D., Ehrlich, P. R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly. Euphydrva, editha bayensts: evidence for a metapopulation model. American Naturalist, 132 : 360～382

Harrison, S., Quinn, J. F. 1990. Corrrelated environments and the persistence of metapopulations. Oikos, 56 : 293～298

Hastings, A., Wolin, G. L. 1989. Within-patch dynamics in a metapopulation. Ecology, 70 : 1261～1266

Hastings, A. 1991. Structured models of metapopulation dynamics. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 57～71

Heppner, J. B. and Inoue, H. 1992. Lepidotera of Taiwan Vol. 1 part. Association for Tropical Lepidoptera.

Scientific Publication

Heywood, V. H. , Watson, R. T. , et al. eds. 1995. Global Biodiversity Assessment. Cambridge: Cambridge University Press

Hichey, R. J. 1986. The early evolutionary and morphological diversity of Isoetes, with descriptions of two new neotropical species. Systematic Botany, 11 : 309～321

Hikida, T. 1988. A new white-spotted subspecies of Eumeces chinensis (Scincidae: Lacertilia) from [sic] Lutao island, Taiwan. Kyoto: Japan J. Herpetol. , 12 : 119～123

Hillis, D. M. , Moritz, C. eds. 1990. Molecular Systematics. Sunderland: Sinauer

Hobbs, R. J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the western Australian wheatbelt. Biological Conservation, 64 : 193～201

Holdridge, L. R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica

Hopkins, R. A. , Kutilek, M. J. , Shreve, J. L. 1980. Density and home range characteristics of mountain lions in the Diablo range of California. . In: Miller, S. D. , Everett eds. Cats of the World. Washington: National wildlife Federation, 223～235

Horn, M. H. , Allen, L. G. 1978. A distributional analysis of California coastal marine fishes. Journal of Biogeography, 5 : 23～42

Howe, R. W. , Davis, G. J. 1991. The demographic significance of sink population. Biological Conservation, 57 : 239～255

Hua, Y. , Zhang, X. Wang, X. , Wei, Z. . 1990. A note on the feasibility of using photo-identification techniques to study the baiji (*Lipotes vexillifer*). Rep. Int. Whal. *Commn*, (Special issue 12) : 439～440

Hubby, J. L. , Lewontin, R. C. 1966. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. Ⅰ. The number of alleles at different loci in Drosphyla pseudoobseura. Genetics, 54 : 577～594

Hull, D. L. 1975. Are species really individuals? Systematic Zoology, 25 : 174～191

Hunter, M. L. Jr. , Yonzon, P. 1993. Altitudinal distributions of birds, mammals, people, forests, and parks in Nepal. Conservation Biology, 7 : 420～423

Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternitive parameters. Ecology, 52 : 577～586

Husband, B. C. , Barrett, S. C. H. 1976. A metapopulation perspective in plant population biology. Journal of Ecology, 84 : 461～469

Hussey, B. M. , Hobbs, R. J. , Saunders, D. H. 1989. Guidelines for Bush Corridors. Western Australia: Surrey Beatty and Sons LTD

Huston, M. A. 1994. Biological Diversity, the Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge: Cambridge University Press

Hut, P. , Alvarez, W. , Elder, W. P. et al. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. Nature, 329 : 118～125

IGBP. 1992. Global change and terrestrial ecosystems, The Operation Plan. Global Change 21, Stockholm, Sweden

IPCC. 1990. Climate Change: The IPCC Scientific Assessment. Cambridge: Cambridge University Press

Irwin, D. M. , Kocher, T. D. , Wilson, A. C. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. Journal of Molecular Evolution, 32 : 128～144

IUCN. 1993. Parks for Life, Report of the IVth World Congress on National Parks and Protected Areas. IUCN. Gland, Switzerland

IUCN. 1993. World conservation strategy. IUCN, Gland, Switzerland

IUCN. 1984. Categories, objectives and criteria for protected area. In: McNeely, J. A., Miller, K. R. eds. National Parks, Conservation and Development. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, 47～53

IUCN. 1988. Red List of Threatened Animals. IUCN, Gland, Switzerland

IUCN. 1994. IUCN Red List Categories. IUCN, Gland, Switzerland

IUCN, UNEP, WWF. 1991. Caring for the Earth: A Strategy for Sustainable Living. IUCN, UNEP, WWF

IUCN/WWF. 1989. The Botanic Gardens Conservation Strategy. IUCN, Gland, Switzerland

Jablonski, D. 1986a. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: Elliott D K (ed.). Dynamics of Extinction, New York: John Wiley Sons Inc, 183～229

Jablonski, D. 1986b. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. Science (Wash), 231: 129～133

Jablonski, D. 1986c. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. Bullemar Sci, 39: 565～587

Jackson, P. 1993. Status of the tigers of the wond. CBSG News, 4 (4): 12～14

Jama M, Zhang, Y. P. et al. 1993. Sequence of the mitochondrial DNA control region, tRNAThr, tRNAPro, and tRNAPhe genes from the black rhinoceros, Diceros biconis. Nuclear Acids Research, 21: 4392～4393

Janvier, Vigne. 1995. Large scale history of biodiversity. In: Barbault, R. ed. Generation, Maintenance and Loss of Biodiversity. UNEP

Jiang, Z., Hudson, R. J. 1992. Estimating forage and energy requirement of free ranging wapiti (*Cervus elaphus*). Canadian Journal of Zoology, 70: 675～679

Jones, D. D. 1994. The biosafety results of field tests of genetically modified plants and microoganisms. Proceedings of the 3rd International Symposium. California. U. S. A. 1～558

Jordan, K. 1896. On mechanical selection and other problems. Novit. Zool, 3: 426～525

Jordan, K. 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. Z. wiss. Zool, 83: 151～210

Karr, J. R., Roth, R. R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. American Naturalist, 105: 423～435

Kauffman, E. C. 1984. The fabric of Cretaceous marine extinctions. In: Berggren, W. A., Van Couvering, J. A. (eds.). Catastrophes in Earth History, Princeton: Princeton University Press, 151～246

Kiester, A. R. 1971. Species density of North American amphibians and reptiles. Systematic Zoology, 20: 127～137

Kiew, R. 1991. The State of Nature Conservation in Malaysia. In: Kuala Lumpur. Malayan Nature Society

Kikkawa, J., Williams, W. T. 1971. Altitudinal distribution of land birds in New Guinea. Search (Sydney), 2: 64～65

Kinura, M., Craw, J. R. 1963. The measurements of effective population numer. Evolation, 17: 279～288

Kleiman, D., Roberts, M. 1991. Giant panda and red panda conservation workshop working reports. Washington: National Zoological Park

Knoll, A. H. 1980. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In: Niteck, M. H. ed. Extinctions. Chicago: Universityof Chicago Press, 21～68

Kocher, T. D. et al. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. Proceedings to National Academy of Science USA. 86: 6196～6200

Kontkanen, P. 1950. Quantitative and seasonal studies on the leafhopper fauna of the field stratum on open areas in North Karclia. Annales Zoologici Society、Vanamo', 13: 1～91

Korner, C. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: Schulze, E-D, Mooney, H. A. eds. Biodiversity and Ecosystem Function. Berlin: Springer-Verlag, 117～140

Krattiger, A. F. 1994. The field testing and commercialization of geneticially modified plants: A review of world wide data (1986 to 1993/94). In: Krattiger, A. F. et al. eds. Biosafety for Sustainable Agriculture. ISAAA/SEI. 247～266

Kremen, C. et al. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. Conservation Biology, 7 (4) : 796～808

Kuo, C. M. 1994. Long-term ecological research in Fushan forest-understory vegetation. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C. -I. , Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 383～399

Lack, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge: Cambridge University Press

Lacy, R. C. 1993. VORTEX- a model for use in population viability analysis. Wildlife Research, 20 : 45～65

Lacy, R. C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populatios: Interaction effects of drift, mutation in migration, selection and population subdivision. Conservatoin Biology, 1 : 143～158

Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demgraphic models of territorial populations. American Naturalist, 130 : 624～635

Latham, R. E. , Ricklefs, R. E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone Trends in Evolution and Ecology

Latham, R. E. , Ricklefs, R. E. 1993 species diversity. In: Ricklefs, R. E. , Schluter, D. eds. Species Diversity in Ecological Communities, Historical and Geographical Perspectives. Chicago: The University of Chicago Press

Latham, R. E. , Ricklefs. R. E. 1993. Global patterns of Trends in Evolution and Ecology species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. Oikos, 67 : 325～333

Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems. Oikos, 71 (3) : 367～374

Le Van Thue. 1984. On the distribution of Pleistocene giant panda in Vienam. Inqua. , 11 (2) : 146

Ledig, F. T. , Conkle. , M. T. 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic. Torrey pine (*Pinus torreyana*). Evolution, 37 : 79～86

Lee, L. -L. 1994. Long-term ecological research in Fushan forest-mammal community. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C-I. , Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 433～440

Levins, R. , Culver, D. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. Proceedings of the National Academy of Science U. S. A. 68 : 1246～1248

Levins, R. 1968. Evolution in Changing Environments. Princeton: Princeton University Press

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heteorgeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America, 15 : 237～240

Levins, R. 1970. Extinction. In: Gerstenhaber, M. ed. Some Mathematical Problems in Biology. Providence, R. J. : American Mathematical Society, 77～107

Lewis, H. 1966. Speciation in flowering plants. Sciences, 152 : 167～172

Lin. Y. -S, Chuang, L. -C, Chang, M. -H. , Tsao, E. H. -S. 1994. Conserving freshwater fishes in Taiwan. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C-I. , Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 297～306

Linda, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science, 241 : 1455～1460

Lindenmay, D. B. , Nix. , H. A. 1993. Ecological principles for the design of wildlife corridors. Conservation Biology, 7 : 627～630

Lindsay, D. C. 1977. Lichens of cold deserts. In: Seaward, M. R. D. ed. Lichen Ecology. London: Academic Press, 183～209

Liu, R. , Wang, D. , Yang, J. , Zhang, X. 1996. Some new considerations for the conservation of *Lipotes vexillifer* and Neophocaena phocaenoides in China. In: Kamogawa, Japan ed. International Marine Biology Research Institute. IBI Report

Liu, R. 1988. Study on the regularity of reproduction in Lipotes. Aquatic Mammals, 14 (2) : 63～68

Liu, R. 1994. Overview of captive population, management concerns and disease of Baiji, China. In: Zhou K. , Ellis S. , Leatherwood S. , Bruford M. , Seal U. S. eds. Baiji Population and Habitat Viability Assessment Workshop Report. 189～198

Liu, R. 1991. New advances on population status for Lipotes vexillifer and Neophocaena phocaenoides in the Changjiang River. Aquatic Mammals, 17 (3) : 181～183

Lomolino, M. V. 1986. Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects. Biological Journal of the Linnean Society, 28 : 1～21

Lomolino, M. Y. , Brown, J. H. , Davis, R. 1989. Island biogeography of montane forest mammals in the American southwest. Ecology, 70 : 180～194

Lovejoy, J. E. et al. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soule, M. E. ed. Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer

Lu, W. et al. 1988. Regeneration of tepals, stamens and ovules in explants from perianth of Hyacinthus orientalis L. , Importance of explant age and exogenous hormores. Planta, 175 : 478～484

Lue, K. Y. , Lai, J. S. , Chen, S. L. 1994. A new speceis of Rhacophorus (Anuura: Rhacophoridae) from Taiwan. Herpetologica, 50 : 303～308

Lue, K. -Y. , Lai, J. -S. , Chen, S. -L. 1988. A new Rhacophorus (Anura: Rhacophoridae) From Taiwan. J. Herpetologica, 29 : 338～345

Lysted, Simon. 1987. International Wildlife Law. Cambridge : GROTIUS Publication Co

Ma S. -L. , Han, L. -X. Lan, D. -Y. Ji, W. -Z. Harris, R. B. 1995. Faunal Resources of the Gaoligongshan Region of Yunnan, China: Diverse and Threatened. Environmental Conservation, 22 : 250～258

MacArthur, R. M. , Wilson, E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press

MacArthur, R. H. 1972. Geographical Ecology, Patterns in the Distribution of Species. New York: Harper and Row

Mace, G. M. , Lande, R. 1991. Assessing extinction threats: Towards a reevaluation of IUCN threatened species categories. Conservation Biology, 5 : 148～157

Magurran. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton: Princeton University Press

Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton: Princeton University Press, 101～114

MaKenzie, D. R. et al. 1990. The biosafety results of field tests of genetically modified plant and microorganisms. Maryland. U. S. A. 1～301

Malyshev, L. , Nimis, P. L. , Bolognini, G. 1994. Essays on the modelling of spatial floristic diversity in Europe: British Isles, West Germany, and East Europe. Flora, 189 : 79～88

Manton, V. J. A. 1975. Captive breeding of Cheetahs. In: Martin, V. J. A. ed. Breeding Endangered Species in Captivity. London: Academic Press, 337～344

Mao, S. H. 1993. Common terrestrial venomous snakes of Taiwan. Natl. Mus. Nat. Sci. Special Pub.

5, Taichung, Taiwan

Margules, C. R. , Nicholls, A. O. , Pressey, R. L. 1988. Selecting network of reserves to maximize biological diversity. Biological Conservation, 43 : 63～76

Maruyman, T. , Kimura, M, 1980. Genetic variation and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations is frequent. Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A. , 77 : 6710～6714

May, R. M. 1973. Complexity and Stability in Model Ecosystems. Princeton: Princeton University Press

May, R. M. 1992. How many species inhabit the earth? Scientific American, (October): 42～48

Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. (1982 Reprint ed.) New York: Columbia University Press

Mayr, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill, Inc

Mayr, E. 1980. Biographical essays. G. G. Simpson. In: Mayr, E. , Provine, W. B. eds. The Evolutionary Synthesis. Cambridge: Harvard University Press, 452～463

Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought. Cambridge: Harvard University Press

Mayr, E. , Ashlock, P. D. 1991. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill, Inc

McCoy,E. D. ,Connor,E. F. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. Evolution, 34 : 193～203

McGhee, G. R. 1988. The late Devonian extinction event: evidence for abrupt ecosystem collapse. Paleobiology, 14 (3) : 250～257

McGhee, G. R. 1989. Catastrophes in the History of Life, Evolution and the Fossil Record. London: Belhaven Press

McNeely, J. A. 1994. Protected areas for the 21th century, working to provide benefits to socitey. Biodiversity and Conservation, 4 (3) : 390～405

McNeilly, T. ,Bradshaw, A. D. 1968. Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostis tenuis*. Evolution, 22 : 108～118

Meffe, G. , Carrolk. 1994. Principles of Conservation Biology. Sunderland: Sinauer Associates, Inc

Menge, B. A. et al. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intidal habitat. Ecological Monograph, 64 (3) : 249～286

Mengle, R. M. 1964. The probable of species formation in some northern wood warblers (Parulidae). Living Bird, 3 : 9～43

Meyer, O. 1993. Functional groups of microorganisms. In: Schulze, E-D, Mooney , H. A. eds. Biodiversity and ecosystem function. Berlin: Springer-Verlag, 67～96

Miller, R. I. , Harris, L. D. 1977. Isolation and extirpation in wildlife reserves. Biological Conservation, 12 : 311～315

Ministry of Agriculture and Land Reclamation et al. 1994. BIOSAFETY. Regulations and Guidelines, EGYPT

MOF and WWF. 1989a. A Comprehensive Survey Report on China's Giant Panda and Its Habitat. Hong Kong: China Alliance Press

MOF and WWF. 1989b. National Conservation Management Plan for the Giant Panda and Its habitat. Hong Kong: China Alliance Press

Monk, C. D. 1967. Trends in Evolution and Ecology species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida. American Naturalist, 101 : 173～187

Moon, T. Y. , Kim, J. K. , Yoon, I. B. 1992. Towards diversity conservation of Vespine wasps in Korea. Entomology Research Bulletin (Korea), 18 : 63～69

Moore, N. W. 1962. The heaths of dorset and their conservation. Jouanry Ecology, 50 : 369～391

Moorhouse, R. J., Powlesland, R. G. 1991. Aspects of the ecology of kakapo Strigops habroptilus liberated on Little Barrier Island (Hauturu), New Zealand. Biological Conservation, 56 : 349～365

Moran, R. C. 1992. The botanical inventoty of Taiwan, participation by U. S. botanists. In: Peng, C-I. ed. Phytogcography and Botanic Inventory of Taiwan. Instituteof Botany, Academia Sinica. 17～21

Morin, P. A., Moore, J. J. 1994. Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of Chimpanzees. Science, 265 : 1193～1201

Morton, B. 1996. Protection Hong Kong's Marine Biodiversity present proposals, future challenges. Enveronental Conservation 23

Mosseler, A., Egger, K. N., Hughes, G. A. 1991. Low levels of genetic diversity in red pine confirmed by random amplified polymorpic DNA markers. Can. J. For. Res., 22 : 1332～1337

Mullis, K. B., Faloona, F. A. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via polymerase-catalyzed chain reaction. In: Wu, R. ed. Methods in Enzymology. San Diego: Academic press, 155 : 335～350

Mullis, K. B. et al. 1986. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. Cold spring Harbor Sump. Quart. Biol., 51 : 263～273

Mullner, H. 1996. Glufosinate-tolerant crops, biosafety aspects of commercialization in North America and Europe. In: Symposium: Safety in Biotechnology, China

Murphy, D. D. et al. 1990. An environment-Metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. Conservation Biology, 4 : 41～51

Myers, N. 1988. Threatened biotas: 'hot-spots' in tropical forests. The Environmentalist, 8 : 187～208

Myers, N. 1990. The biodiversity challenge: Expanded hot-spots analysis. The Environmentalist, 10 : 243～256

Nachman, G. 1991. An acarine predator-prey metapopulation system inhabiting greenhouse cucumbers. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 285～303

Natural Conservancy (UK). 1984. Nature Conservation in Great Britain. Natural Conservancy

Newmark, W. D. 1995. Extinction of mammal populations in western north American national parks. Conservation Biology, 9 : 512～526

Nielsen, Ebbe S., Judy G. 1994. West Biodiversity research and biological collections: transfer of information. In: Forey, P. I., Humphries, C. J., Vane-Wright, R. I. eds. Systematics and conservation evaluation. Oxford: Clarendon Press

Nisbert, R. M., Gurney, W. S. C. 1982. Modelling Fluctuating Populations. New York: John Wiley

Nitechi, M. H. ed. 1981. Biotic Crisis in Ecological and Evolutionary Time. New York : Academic Press

Noss, R. F. 1990. Can we maintain biological and ecological integrity? Conservation Biology, 4 (3) : 241～243

Noss, R. F., Cooperrider, A. Y. 1994. Saving nature's legacy: Protecting and restoring biodiversity. Washington, D. C.: Island Press

Noss, R. F. 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. Conservation Biology, 2 : 159～164

Noss, R. F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. In: Hudson, W. E. ed. Landscape Linkages and Biodiversity. Washington. Island Press, 27～39

Noss, R. F., Harris, L. D. 1986. Nodes, networks, and MUMs: Preserving diversity at all scales. Environment Management, 10 : 299～309

Nowak, R. M., Paradiso, J. L. 1983. Walker's Mammals of the World. 4th ed. Baltimore, MD.: Johns Hopkins University Press

O' Brien, S. J. et al. 1984. Giant panda paternity. Science, 223 : 1127～1128

O' Brien, S. J. et al. 1994. Pandas, people and policy. Nature, 369 : 179～180

O' Brien, S. , Pan W. , Lu Z. 1994. Panda, people and policy. Nature, 369 : 179～180

Officer, C. B. , Hallam, A. , Drakem, C. L. et al. 1987. Late Cretaceous and paroxysmal Cretaceous Tertiary extinctions. Nature, 326 : 143～149

Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. American Naturalist, 103 : 240～261

Pajuen, V. I. P. 1986. Distributional dynamics of Daphnia species in rock-pool environment. Annales Zoologici Fennici, 23 : 131～140

Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. In: Vrba, E. M. ed. Transvaal Mus. Monogr. Species and Speciation. 4 : 21～29

Patterson, B. D. , Atmar, W. 1986. Nested subsets and structure of insular mammalian faunas and archipelagos. Biological Journal of the Linnean Society, 28 : 65～82

Patterson, C. , Smith, A. 1987. Is the periodicity of extinction a taxonomic artefact? Nature, 330 : 348～382

Pearson, L. C. 1995. The Diversity and Evolution of Plants. CRC Press, Boco Raton, New York

Pearson, D. L. , Juliano, S. A. 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. In: Ricklefs, R. E. , Schluter, D. eds. Species Diversity in Ecological Communities, Historical and Geographical Perspective. chicago: The University of Chicago Press

Peng, C. -I. , Chen, C. -M, Yang, Y. -P. 1994. Botanical diversity and inventory of Taiwan. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C-I. , Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 75～85

Peng, C-I. , Jablonski, N. (ed.). Phytogcography and Botanic the 4th International Conference on the Evolution of the East Asian Enveronment. Taiwan. Centre of Asia Studies Hong Kong (In Press), 23～36

Peters, R. L. , Darling, J. D. 1985. The greenhouse effect and natural reserves. BioSciences, 35 : 707～717

Pianka, E. R. 1996. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. American Naturalist, 100 : 33～46

Pianka, E. R. 1974. Evolutionary Ecology. New York: Haper and Row, 233～242

Pianka, E. R. 1988. Evolutionary Ecology. 4th ed. New York: Harper and Row

Pianka, E. R. 1989. Latitudinal gradients in species diversity. Trends in Ecology and Evolution, 4 : 223

Pickard, J. , Seppelt, R. D. 1984. Phytogeography of Antarctica. Journal of Biogesgraphy, 11 : 83～102

Pickett, S. T. A. , Parker , V. T. , Fiedler, P. L. 1992. The new paradigmin ecology: Implications for conservation biology. In: The Theory and Practice of Nature Conservation Peservation and Management. New York: Chapman and Hall, 65～68

Pielou, E. C. 1975. Ecological Diversity. New York: John Wiley and Sons Inc

Pokki, J. 1981. Distribution, demography and dispersal of the field vole *Microyus agrestis* in the Tavrmine archipelago, Finland. Acta Zoologica Fennica, 164 : 1～48

Possingham, H. P. , Davies, I. 1995. ALEX: a model for the viability analysis of spatially structured populations. Biological Conservation, 73 : 143～150

Poulton, E. B. 1903. What is a species? Proceedings to Entomology Society London, 1: xxvi-cxvi

Preston, F. W. 1960. Time and space and the variation of species. Ecology, 41 : 785～790

Primack, R. B. 1993. Essentials of conservation biology. Sunderland MA: Sinauer Associates, Inc

Purves, W. K. , Orians, G. H. Life, 1983. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc

Quinn, J. F. , Hastings, A. 1987. Extinction in subdivided habitats. Conservation Biology, 1 : 198～208

Rabinowitz, D., Cairnes, S., Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Soule, M. E. ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, Ma: Sinauer Associates, 182～204

Ralls Katherine. 1989. A semi-captive breed program for the baiji, *Lipotes vexillifer*: genetic and demographic considerations. In: Perrin W. F., Brownell R. L. Jr., Zhou K. and Liu J. eds. Biology and Conservation of the River Dolphins. Occasional Paper

Ralls, K., Ballou, J. 1987. Captive breeding programs for population with a small number of founders. Trends in Evolution and Ecology, 1: 19～22

Ralls, K. Harvey, Lyles, A. 1986. Inbreeding in natural populations of birds and mammals. In: Soule, M. E. ed. Conservation Biology: A Science of Scarity and Diversity. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 35～56

Raup, D. M. 1988. Diversity crises in the geological past. In: Wilson, E. O., Peter, F. M. eds. Biodiversity. Washington: National Academy Press, 51～57

Raup, D. M., Sepkoski, J. J. 1982. Periodicity of extinctions in the geology past. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A., 81: 801～805

Raup, D. M. 1991. Extinction: bad genes or bad luck? New York: W. W. Norton and Company, Inc

Raup, D. M. 1992. Large-body impact and extinction in the phanerozoic. Paleobiology, 18: 80～88

Raven, P. H. 1981. Research in botanical gardens. Botanische Jahrbuecher fur Systematik Pflanzen-geschichte and Pflanzebgeographie, 102: 53～72

Raven, P. H. 1993. Plants and people in the twenty-first century. Proceedings of XV International Botanical Congress. Yokohama Japan

Raven, P. H., Wilson, E. O. 1992. A fifty-year plan for biodiversity surveys. Science, 285 (13): 1099～1100

Reading, R. P., Kellert, R. H. 1993. Attitudes towards a proposed reintroduction of black-footed ferrets (*Mustela nigripes*). Conservation Biology, 7: 569～580

Reddingius, J., Boer, P. J. D. 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. Oecologia, 5: 240～284

Reed J. M. et al. 1986. Determining minimum population sizes for birds and mammals. Wildlife Society Bulletin, 14: 255～261

Reid, W. V., Miller, K. R. 1989. Keeping Options Alive: The Scientific Basis for Conserving Biodiversity. Washington, D. C.: World Resource Institute

Rey, J. R., Strong, D. R. Jr. 1983. Immigration and extinction of salt marsh arthropods on islands: an experimental study. Oikos, 41: 396～401

Richter-Dyn, N., Goel, N. S. 1972. On the extinction of a colonizing species. Theor. Pop. Biol. 3: 406～423

Ricklefs, R. E. 1973. Ecology. London: Nelson and Sons

Rissler, J. et al. 1993. Perils amidst the promise-ecological risks of transgenic crops in a global market. Union Concerned Scientists

Roff, D. A. 1974a. The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia, 15: 259～275

Roff, D. A. 1974b. Spatial heterogeneity and the persistence of population. Oecologia, 15: 245～258

Rogers, R. W. 1977. Lichens of hot arid and semi-arid lands. In: Seaward, M. R. D. ed. Lichen Ecology. London: Academic Press, 211～252

Rogers, L. L. 1987. Factors influencing dispersal in black bear. In: Chepkop-Sade, B. D., Halpin Z. T.

eds. Mammalian Dispersal Pattern. Chicago: The University of Chicago Press, 75～84

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. Oikos, 65: 514～527

Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. Biological Journal of the Linnean Society, 42: 149～163

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press

Roughgarden, J., Iwasa, Y. 1986. Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations. Theoretical Population Biology, 29: 235～261

Sambrook J et al. 1989. Molecular cloning-A Laboratory Manual. New York: Cold Spring Harbor Lab. Press

Samson, F. B. et al. 1985. On determining and managing minimum population size. Wildlife Society Bulletin, 13 (4): 425～433

Sanger, F. S. et al. 1977. DNA sequencing with Chain-terminating inhibitors. Proceedings to National Academy of Science USA, 74: 5463～5467

Saunders, D. A. et al. 1991. Biological consequence of ecosystem fragmentation: A review. Conservation Biology, 5 (1): 18～32

Schal, J. JJ., Pianka, E. R. 1978. Geographical trends in number of species. Science, 201: 679～686

Schaller, George. 1993. Last Panda. Chicago: The University of Chicago Press Schonewald

Cox, C. M. 1983. Guidelines to management: a beginning attempt. In: Schonewald-Cox, C. M. et al. eds. Genetics and Conservation. Benjamin Commings, Menlo Park, Calif. 415～445

Schopf, T. J. M. 1982. A critical assessment of punctuated equilibria: I Duration of taxa. Evolution, 36: 1144～1157

Schulze, Emst-Detlef, Harold A. Mooney. eds. 1993. Biodiversity and Ecosystem function. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag

Scott, J. M., Davis, F. et al. 1993. Gap analysis: a geographical approach to protection of biological diversity. Wildlife Monographs, 123: 1～41

Seal, U. S. 1988. Intensive technology in the care of ex situ populations: Implications for conservation biology. Conservation Biology, 2: 40～56

Seal, U. S., Thorn, E. T., Bogan, M. A. et al. 1990. Conservation Biology and the Black-footed Ferret. New Haven: Yale University, USA

Seal, U. S. et al. 1990a. Bali Starling Viability Analysis and Species Survival Plan Workshop Report. Captive Breeding Specialist Group, Species Surrival Commission/IUCN

Seal, U. S. et al. 1990b. Florida Key Deer Population Viability Assessment. Captive Breeding Specialist Group, Species Survival Commission/IUCN

Senner, J. W. 1980. Inbreeding depression and the survival of zoo populations. In: Soule, Wilcox eds. Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Massachusetts. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 209～224

Sepkoski, J. J. Jr. 1982. Mass extinctions in the phanerozoic oceans: a review Geological Society of America Special Paper. 190: 283～289

Sepkoski, J. J., Jr. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. Paleobiology, 10: 246～267

Sepkoski, J. J. Jr. 1986. Phanerozoic overview of mass extinction. In: Raup, D. M., Jablonski, D. eds. Pattern and Process in the History of life. Berlin: Springer-Verlag, 277～295

Sepkoski, J. J., Jr., Raup, D. K. 1986. Periodicity in marine extinction events. In: Elliott, D. K. ed. Dynamics of Extinction. New York: John Wiley and Sons, 3～36

Severinghaus, L. L. 1994. The zoogeography and biodiversity of birds in Taiwan. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C. -I., Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 245～258

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, D. 1980. Monkey response to three different alarm calls: Evidence of predation classification and semantic communication. Science, 210: 801～803

Schaal, B. A., Leverich, W. J., Rogstad, S. H. 1991. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology. In: Falk, D. A., Holsinger, K. E. eds. Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: Oxford University Press

Schoener, T. W., Spiller, D. A., 1987. High population persistence in a system with high turnover. Nature, 330: 474～477

Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. Conservation Biology, 4 (1): 39～40

Shaffer, M. L., Samson, F. B. 1985. Population size and extinction: a note on determining critical population sizes. American Naturalist, 125: 144～152

Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. Bio Science, 31 (2): 131～134

Shaffer, M. L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 69～86

Shao, K. T. and Wang, S. C. 1996. Application of WWW and GIS (GRASS) on fish distributional database of Taiwan. Proceedings of 15th International CODATA Conference Tsukuba, Japan

Shaw, W. W., Mangum, W. R. 1984. Nonconsumptive use of wildlife in the United States. U. S. Fish and Wildlife Service Resource Publication 154. Washington D. C

Sheridan, R. E. 1987. Pulsation tectonics as the control of long-term stratigraphic cycles. Paleoceanography, 2 (2): 97～118

Shiva, V. 1991. Biodiversity, Socialand and Ecological Perspectives. Zed Books Ltd. London, England

Signor, P. W. 1990. The geological history of diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 21: 509～539

Silvertown, J. W. 1985. History of Latitudinal diversity gradient: Woody plants in Europe 13000～1000 years B. P. Journal of Biogeography, 12: 519～525

Simberloff, D., Abele, L. G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation, American Naturalist, 120: 41～50

Simberloff, D. 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. Ecology, 57: 629～648

Simberloff, D. 1986. Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests? In: Elliott, D. K. ed. Dynamics of Extinction. New York: Wiley-Interscience, 165～180

Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Annual Review Ecology and Systematics, 19: 473～511

Simpson, D. G. 1964. Species density of recent North American mammals. Systematic Zoology, 13: 57～73

Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature, 163: 688

Simpson, G. G. 1944. Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia University Press

Simpson, G. G. 1953. The Major Features of Evolution. New York: Columbia University Press

Singh, J. S., Singh, S. P. 1987. Forest vegetation of the Himalaya. Bot. Rev., 53: 80～192

Smith, A. T. 1974. The distribution and dispersal of pikas: consequences of insular population structure. Ecology, 55: 1112～1119

Smith, A. T. 1980. Temporal changes in insular populations of the pika *Ochotona princeps*. Ecology, 61: 8～13

Smith, S. M. 1977. Coral-snake pattern recognitic and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). Nature, 265: 535～536

Soderstrom, L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. The Bryologist, 92: 349～355

Sokal, R. R., Crovello, T. J. 1970. The biological species concept: a critical evaluation. Amer. Naturalist, 104: 127～153

Solbrig, O. T. ed. 1991. From Genes to Ecosystems: a Research Agenda for Biodiversity. Paris: IUBS

Soule, M. E. Conservation Biology. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.

Soule, M. E. 1986. Conservation biology and the 'real world'. In: Soule, M. E. ed. Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1～12

Soule', M. E. 1987a. Introduction. In: Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1～9

Soule', M. E. 1987b. Where do we go from here? In: Soule', M. E. ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 175～183

Soule', M. E., Simberloff, D. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserve? Biological Conservation, 35: 19～40

Soule, M. E. 1985. What is conservation biology? BioScience, 35: 727～734

Soule, M. E. 1991. Conservation: tactics for a constant crisis. Science, 253: 744～750

Soule, M. E., Kohn, K. A. 1989. Research Priorities for Conservation Biology. Washington, D. C.: Island Press

Soule, M. E., Gilpin, M. E. 1991. The theory of wildlife corridor capability. In: Saunders, D. A., Hobbs, R. J. eds. Nature Conservation. Western Australia: Surrey Beatty and Sons LTD

Soule, M. M., Qilpin, W. Conway, Foose, T. 1986. The millennium ark: How long a voyage, haw many staterooms, how many passengers. Zoo Biology, 5: 101～114

Southwood, T. R. E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biological Review, 37: 171～214

Stanley Price, M. R. 1989. Animal Reintroductions: The Arabian Oryx in Oman. Cambridge: Cambridge University Press

Stanley, S. M. 1985. Rates of evolution. Paleobiology, 11: 13～36

Stanley, S. M. 1987. Extinction. New York: Scientific American Books, Inc

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. American Naturalist, 133: 240～256

Stork, N. E. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. In: Forey, P. I., Humphries, C. J., Vane-Wright, R. I. eds. 1994. Systematics and Conservation Evaluation. Oxford: Clarendon Press

Stork, N. E., Samways, M. J. 1995. Inventorying and monitoring of biodiversity. In: Heywood, V. H., Watson, R. T. eds. Global Biodiversity Assessment. Cambridge: Cambridge University Press

Stuart, C. T., Rex, M. A. 1989. A Latitudinal gradient in deep-sea gastropod diversity. American Zoologist, 29: 26～36

Su, H. -J. 1984. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan. (II) Altitudial vegetation zones in relation to temperature gradient. Quart. J. Chin. Forest., 17: 57～73

Su, H. -J. 1985. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan. (III) A scheme of geographical climatic regions. Quart. J. Chin. Forest., 18: 33～44

Su, H. -J. 1992. A geographical data organization system for the botanical inventory of Taiwan. In: Peng,

C-I. ed. Phytogcography and Botanical Inventory of Taiwan. Institute of Botany, Academia Sinica, Taipei, 23～36

Su, H. -J. 1994. Species diversity of forest plants in Taiwan. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C. -I., Chou, C. H. eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14. 87～98

Suchy, W. J. et al. 1985. New estimates of minimum viable population size for grizzly bears of the yellowstone ecosystem. Wildlife Society Bulletin, 13 (3) : 223～228

Takhtajan, A. 1986. Floristic Regions of the World. Berkeley: University of California Press

Taylor, B. 1991. Investigating species incidence over habitat fragments of different areas-a look at error estimation. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 177～191

Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation-a population genetic approach. Annual Review in Biological Systematics, 12 : 23～48

Thomas, C. D. 1990. What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes. Conservation Biology, 4 (3) : 324～427

Tilman, D., Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature, 367 : 363～365

Toft,, C. A., Schoener, T. W. 1983. Abundance and diversity of orb spiders on 106 Bahamian islands: biogeography at an intermediate trophic level. Oikos, 41 : 411～426

Trivers, L. R. 1971. The evolution of reciprocal altruism. Quarterly Review of Biology, 46 : 35～57

Turesson, G. 1992. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3 : 211～350

Upchurch, G. R., Wolfe, J. A. 1987. Mid-Cretaceous-early Tertiary vegetational and climate: evidence from fossil leaves and woods. In: Friis, E. M., Chaloner, W. G., Crane, P. R. eds. The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences. Cambridge: Cambridge University Press

Van Dorp, D., Opdam, P. F. M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. Landscape Ecology, 1 : 59～73

Van Valen, L. 1983. A new evolutionary law. Evolution Theory, 1 : 1～30

Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon, 25 : 233～239

Vance, R. R. 1984. The effect of dispersal on population stability in one-species, dsicrete-space population growth models. American Naturalist, 123 : 230～254

Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., Williams, P. H. 1991. What to protect? -systematics and the agony of choice. Biological Conservation, 55 : 235～254

Vrba, E. S. 1980. Evolution, species and fossils: How does life evolve? S. Afr. J. Sci., 76 : 61～84

Vrba, E. S. 1985. Environment and evolution: alternative cause of the temporal distribution of evolutionary events. South African Journal of Science, 81 : 229～236

Vrba, E. S. 1987. Ecology in relation to speciation rates: some case histories of Miocene-Recent mammal clades. Evolutionary Ecology, 1 : 283～300

Vrba, E. S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. Journal of Mammology, 73 : 1～28

Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. Conservation Biology, 6 : 18～23

Ward, F. K. 1973. Journey to Tibet. Gard. Chron., 3. Ser. Vol. CI

Washington, H. G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. Water Research, 6 : 653～694

Waters, E., Schaal, B. A. 1991. No variation is detected in the chloroplast genome of *Pinus torreyana*. Can. J. For Res., 21 : 1832～1835

Watkins, A. J. et al. 1994. Plant structure, and its relation to the vertical complexity of communities: dominance/diversity and spatial rank consistency. Oikos, 70 (1) : 91～98

WCMC. 1992. Global Biodiversity: Status of the Earth,s living resources. London: Chapman and Hall

Weber J. L., May P. E., 1989. Abundant class of human DNA polymorphism which can be typed using the polymerase chain reaction. American Journal of Human Genetics, 44 : 388～396

White, L. W. 1967. The historic roots of our ecological crisis. Science, 155 : 1203～1207

White, M. J. D. 1968. Modes of Speciation. San Francisco: W. H. Freeman

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21 : 213～251

Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. Evolutionary Biology, 10 : 1～67

Wijnsteker, W. 1955. The Evolution of CITES. Lausanne: CITES Secretariat

Wilcove, D. S., McLellan, C. H., Dobson, A. P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soule, M. E. ed. The Science of Scarcity and Diversity. Conservation Biology, Sunderland: Sinauer, 237～256

Williams, P. H., Humphries, C. J. 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation. In: Forey, P. I., Humphries, C. J., Vane-Wright, R. I. eds. Systematics and Conservation Evaluation. Oxford: Clarendon Press, Systematics Association Special Volume No. 50 : 269～287

Williams, P. H., Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J. 1993. Measuring biodiversity for choosing conservation areas. In: LaSalle, J., Gauld, I. G. ed. Hymenoptera and Biodiversity, CAB International, Wallingford, UK, 309～328

Williamson, M. S. 1981. Island Population. Oxford: Oxford University Press

Wilson, D. S. 1975. A theory of group selection. Proceedings to National Academy of Sciences U. S. A., 72 : 143～146

Wilson, D. S. 1980. The Natural Selection of Population and Communities. California: Menlo Park, 143～146

Wilson, E. O. ed. 1988. Biodiversity. Washington, D. C.: National Academy Press

Wilson, E. O. 1992. The Diversity of Life. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press

Wilson, J. B. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson' s paradox of the plankton: evidence form New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology, 13 : 17～42

Wilson, J. W. III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. Evolution, 28 : 124～140

Wilson, M. V., Schmida, A. 1984. Measuring beta diversity with presenceabsence data. Journal of Ecology, 72 : 1055～1064

Wilson, E. O., Willis, E. O. 1975. Applied biogeography. In: Cody, M. L., Diamond, J. H. eds. Ecology and Evolution of Communitites. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 522～534

Winter Park, FL: Environmental Information Center of the Florida Conservation Foundation, Inc.

World Conservation Monitoring Centre (WCMC). 1992. Global biodiversity status of the earth, living resources. London: Chapman and Hall

WRI (World Resource Institute). 1991. World Resource Report 1991～1992. A Guide to the Global Environment. New York: Oxford University Press

WRI, IIED. 1990. World Resources 1988～1989: An Assessment of the Resource Base that Supports the Global Economy. WRI, IIED

WRI, IUCN and UNEP. 1992. Global Biodiversity Strategy: Guidelines for Action to Save, Study and Use Earth' s Biotic Wealth Sustainablity and Equitably. Washington, D. C.: WRI

Wright, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. American Naturalist, 74 : 232～

248

Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. Oikos, 41: 496～506

Wright, D. H., Currie, D. J., Maurer, B. A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Ricklefs, R., Schluter, D. eds. Species Diversity in Ecological Communities. 66～74

Wright, J. W. 1976. Introduction to Forest Genetics. New York: Academic Press

Wright, S. 1982. Character change, speciation, and the higher taxa. Evolution, 36: 427～443

Wright, S. 1988. Surfaces of selective value revisited. Amer. Naturalist 131: 115～123

Wright, S. J., Hubbell, S. P. 1983. Stochastic extinction and reserve size: a focal species approach. Oikos, 41: 466～476

Wu, J., Gao, W. 1995. Spatial patterns of species richness: A hierarchical perspective. Chinese Biodiversity, 3: 12～21

Yang, P. -S. 1994. Butterfly fauna of Yangmingshan National Park. Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. In: Peng, C-I., Chou, C. H eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 14: 283～295

Yuan, D., 1995. Systematics and biodiversity conservation. Chinese Biodiversity, suppl.: 87～93

Zhang, Y. P., Ryder, O. A. 1993. Mitochondrial DNA sequence in the Arctoidae. Proceeding to National Academy of Science USA., 90: 9557～9561

Zhang, Y. P., Ryder, O. R. 1994. Phylogenetic relationships of bears (Ursidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. Mol. Phylogenet. Evol., 3: 351

Zhou, K., Gao Anli, Sun Jiang. 1993. Notes on the biology of the finless porpoise in Chinese waters. In: Kamogawa, Japan. ed. International Marine Biology Research Institute, IBI Reports No. 4: 69～74

Zhou, Kaiya, Li, Y. 1989. Status and aspects of the ecology and behavior of the baiji, *Lipotes vexillifer* in the lower Yangtze River. In: Perrin W. F., Brownell R. L. Jr., Zhou K., Liu J. eds. Biology and Conservation of the River Dolphins. Occasional Papers of the IUCN SSC, 3: 86～91

Zhou R. et al. 1995. Large-scale field performance of transgenic tobacco plants resistant to both tobacco mosaic virus and cucumber virus. In: Jones D. D. ed. The Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms. Proceedings of the 3rd International Symposium, California: U. S. A. 49～56

Zhu, Y. et al. 1996. Production, commercialization and biosafety analysis of transgenic plants with various environmental traits. In: Symposium: Safety in Biotechnology. China

Zhuang, X. Y., Corlett, R. T. 1996. The conservation status of Hong Kong's trends in evolution and ecology flora. Chinese Biodivrsity (In Press)

本书作者通讯地址
（以姓氏拼音为序）

William V. Bleisch　Wildlife Conservation Society，New York，10450，USA
Richard Corlett　香港大学生态学与生物多样性系
范志勇　中国林业部，北京和平里，100714
葛　颂　中国科学院植物研究所，北京香山，100080
韩联宪　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
Richard B. Harris　Wildlife Conservation Society，New York，10450，USA
贺金生　中国科学院植物研究所，北京香山，100080
黄大卫　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
季维智　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
蒋志刚　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
兰道英　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
李迪强　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
李典谟　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
李欣海　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
李义明　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
刘宏茂　中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐仑，666303
马克平　中国科学院植物研究所，北京香山，100080
马世来　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
马信祥　中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐仑，666303
彭镜毅　台湾国立自然博物馆，台湾台中市，40419
钱迎倩　中国科学院生物多样性委员会，北京三里河，100044
宋延龄　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
宿　兵　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
陶国达　中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐仑，666303
陶　毅　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
王印政　中国科学院昆明植物研究所，昆明黑龙潭，650204
王祖望　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
吴春花　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527
许再富　中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐仑，666303
殷寿华　中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐仑，666303
袁德成　中国科学院动物研究所，北京中关村，100080
张先锋　中国科学院水生生物研究所，武汉珞珈山，430072
张亚平　中国科学院昆明动物研究所，昆明教场东路32号，5140527

责任编辑　朱　园
封面设计　潘孝忠
责任校对　徐小娟

生物多样性研究丛书

保护生物学

Conservation Biology

蒋志刚　马克平　韩兴国　主编

*

浙江科学技术出版社出版
浙江印刷集团公司印刷
浙江省新华书店发行

*

开本 787×1092　1/16　印张 18.25　插页 4　字数 430 000
1997 年 12 月第 一 版
1997 年 12 月第一次印刷
印数：1—1110
ISBN 7-5341-1029-7/Q・26
定　价：　38.00 元

99.4.18.
赠送
38.00

中科院植物所图书馆
S0014815

26909 58.181
718

保护生物学

1997年

借者	还期	借者	还期
苗志刚	99.5.26	[illegible]	2004.2.2
			2004-4-7
		[illegible]	04.5.11
			04.11.23

58.181
718

注　　意

1　借书到期请即送还，
2　请勿在书上批改圈点，折角。
3　借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

26909

京卡 0701



ISBN 7-5341-1029-7

9 787534 110290 >

ISBN 7-5341-1029-7/Q · 26

定 价:38.00元